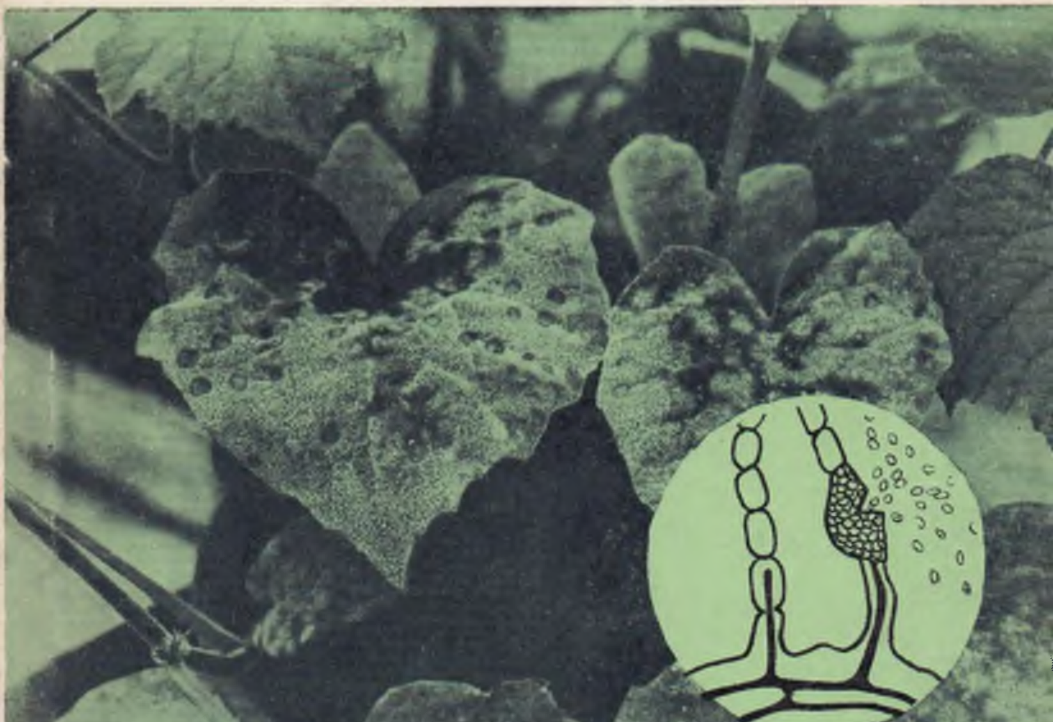
О. Л. РУДАКОВ

МИКОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ, ИХ БИОЛОГИЯ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ МИКРОБИОЛОГИИ

О. Л. РУДАКОВ

МИКОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ, ИХ БИОЛОГИЯ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1981

УДК 582.28 (281 + 288) :632.4

Р у д а к о в О.Л. Микофильные грибы, их биология и практическое значение. М.: Наука, 1981, 160 с.

В работе обобщены результаты изучения микофильных грибов на территории СССР, их экологии, роли в подавлении фитопатогенных видов, а также данные экспериментального изучения. Показана перспектива использования микофильных грибов для получения антибиотических веществ, подавляющих возбудителей болезней растений, в том числе вертициллеза хлопчатника, фитофторы картофеля, ржавчины и септориоза пшеницы. Приводятся описание наиболее распространенных в СССР видов микофильных грибов и ключи для их определения, рассмотрены методы стабилизации свойств культур при длительном поддержании в коллекции.

Книга рассчитана на микробиологов, фитопатологов, вирусологов, специалистов сельского хозяйства, медицинской и микробиологической промышленностей, студентов.

Табл. 10, ил. 40, библиогр. 7 с.

Ответственный редактор

член-корреспондент АН СССР,

профессор М.В. ГОРЛЕНКО

Р $\frac{21007-460}{055(2)-81}$ 562–81, кн. 2. 2003000000

©Издательство "Наука", 1981 г.

ВВЕДЕНИЕ

Экологические группы грибов неравноценны по своему значению. Соответственно и степень их изученности различна. Если паразитам растений посвящено большое число работ, то энтомофильным видам – меньше, а микофильным – незначительное количество. Основное внимание было обращено на сам факт роста одних видов грибов на других. Описательный период еще не завершен, но уже показано, что микофилия в природе распространена очень широко и осуществляется видами различных систематических групп грибов. Долгое время было сомнение относительно принадлежности к микофильным видам грибов, которые не проникают внутрь клеток своих хозяев. Однако работы Барнета [Barnett, 1963] убедили, что их микопаразитизм осуществляется через буферные клетки, под которыми увеличивается проницаемость стенок хозяина. К микофильным видам также отнесены и факультативные паразиты, развивающиеся на предварительно убитых клетках хозяина. Но при этом к микофильной группе не следует относить сапрофитные микроорганизмы, которые только в искусственных условиях могут расти на субстрате из грибов и никогда в природе не поселяются на живых или отмирающих грибах-хозяевах.

По степени паразитизма микофильные виды грибов можно расположить последовательно от облигатных до факультативных микопаразитов и полусапрофитных микофилов. Но это не значит, что такой же последовательности подчиняется и активность видов в природе. Наоборот, здесь очень часто доминируют факультативные микопаразиты.

Известны микофильные виды вирусов, бактерий, актиномицетов. Но грибы значительно их превосходят как по числу видов, так и по биологической активности.

Экологические связи микофильных грибов определили наличие некоторых морфофизиологических особенностей. Многие из этих видов функционируют в природе как естественные паразиты фитопатогенных грибов или проявляют значительную противогрибковую активность. Одни могут быть использованы для биологической борьбы с возбудителями болезней растений. Другие синтезируют ферменты, разрушающие стенки дрожжей, что может быть использовано в микробиологической промышленности. Показано [Рудаков и др., 1978] наличие у микофильных грибов ацилаз, способных трансформировать промышленные формы антибиотиков, что можно использовать с целью модификации их молекул. Микопаразиты оказались также удобной моделью в исследованиях взаимодействия па-

разитов с хозяевами, так как весь процесс доступен прямому наблюдению. Несомненно, что микофильные грибы могут стать основным резервом для поиска новых веществ, активных против грибковых возбудителей болезней человека и сельскохозяйственных животных.

Детальное изучение и использование микофильных грибов начаты сравнительно недавно. Рассмотрены общие проблемы их использования [Baker, Cook, 1974; Snyder et al., 1976; Горленко, 1972; Дунин, 1979]. Определенные затруднения возникли в связи с отсутствием обобщенных сведений по их распространению, сезонам проявления, экологии и физиологии. Очень мало их было в коллекциях культур. Соответственно диагнозы, составленные на основании изучения только гербарных образцов, отличались неполноценностью сведений. Затруднения в диагностике видов осложнились тем, что их описания были рассредоточены в различных, часто мало доступных статьях. Кроме того, в результате таксономических ревизий отдельных групп грибов многие старые названия видов теперь утратили свое значение.

Книга написана по материалам многолетних маршрутных обследований распространения микофильных грибов в различных районах Советского Союза, изучения их биологии на стационарах с различными экологическими условиями, изучения культур на питательных средах и опытных растениях. Обмен культурами с зарубежными коллекциями позволил собрать и изучить почти весь мировой фонд культур этих микроорганизмов.

Глава I

БИОЛОГИЯ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МИКОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Способность организмов развиваться в природе за счет грибов положена в основу понятия термина "микофильность". На основании общности пищевых связей они выделяются в особую экологическую группу. Предложено [Barnett, 1963] дополнительное подразделение их на физиологические подгруппы: биотрофов и некротрофов, подразумевая, что первые паразитируют на живых грибах-хозяевах (сбалансированные микопаразиты), а вторые, наоборот, предварительно убивают их клетки (деструктивные микопаразиты). Но пищевые связи не всегда ограничены грибами-хозяевами. В связи с этим нами предложены дополнительные подразделения с учетом степени паразитизма: биотрофы, факультативные некротрофы, факультативные биотрофы, некротрофы, полусапротрофные микофилы, сапротрофные ассоцианты [Rudakov, 1978]. Другой принцип разделения микофильных грибов основан на характеристике хозяев: паразиты фитопатогенных или зоопатогенных грибов выделяются в подгруппу гиперпаразитов (сверхпаразитов, вторичных паразитов). Это также условно, так как многие виды, обитающие на сапротрофах, в благоприятных условиях проявляют активность и против фитопатогенных видов.

Приспособление к микопаразитизму, очевидно, происходило в начале эволюции грибов, о чем свидетельствует наличие этих свойств у видов древних родов, таких, как Olpidium, Chytridium, Rhizophidium. Характерно, что они обычно паразитируют на близких видах одинаковых с ними родов или семейств. Все они биотрофы. На следующей ступени филогенеза грибов (порядок Saprolegiales) микопаразитизм выражен слабо и представлен единичными видами. Затем (порядок Peronosporales) микофильность почти полностью исчезает и вновь появляется и расцветает в порядке Mucorales. Здесь наряду с биотрофной линией (семейство Piptocephalidaceae) обнаруживается много некротрофов. Некротрофия — обычный спутник грибов, когда они утрачивают половой способ размножения. Деморфизм и физиологическая деспециализация у грибов связаны друг с другом [Рудаков, 1959 а, б, 1964]. В этом плане некротрофные микопаразиты можно считать эволюционно более молодыми, что согласуется с мнением В.Ф. Купревича [1949] о вторичности микофилии. Обращает

на себя внимание также факт сосредоточения микопаразитов (биотрофов и некротрофов) на участках филогении, где обнаруживается угасание полового способа размножения (Mucorales, Eurotiaies, Hypocreales, Sphaeriales). Наоборот, среди Exoascales, Clavicipitales, Ustilaginales, Uredinales, Erysiphales нет микопаразитов. Сахаромицеты в этом отношении составляют исключение. Нетрудно также заметить, что пути эволюции микопаразитизма и фитопаразитизма расходятся, хотя во многих случаях, особенно среди деутеромицетов, их виды часто соседствуют.

Первые сведения о микопаразитизме были получены в конце прошлого столетия [Fischer, 1892; Rabenchorst, 1901; Lindau, 1907]. А.А. Ячевский [1917] и К. Оудеманс [Oudemans, 1919] приводят списки 900 микофильных грибов. Из специальных исследований в последующие годы можно отметить немного [Hulea, 1939; Hulea, Mateescu, 1959; Hansford, 1946; Moraves, 1960; Kochman, 1966; Пыпдмаа, 1966; Коваль, 1964, 1978; Ervio, 1965; Karling, 1942, 1960; Nicot, 1962, 1967; Арнольд, 1971a, б; Deighton, Pirozynski, 1972; Ellis, 1972; Katumoto, 1976; Sneh et al., 1977; Tomasi, 1977; Сидорова, 1980]. Всего было описано около 3,5 тыс. микофильных видов, но почти половина из них сейчас признаны синонимами. Реальными сейчас признаются около 2 тыс. видов, из них фикомицетов около 300, аскомицетов 600 (в том числе Hypocreaceae до 200), базидиомицетов менее 100, деуторомицетов более 1000 (в том числе гифомицетов не менее 400).

Бóльшая часть микофильных грибов обнаружена в средних широтах с умеренным климатом и в последнее время в тропиках [Sydow, 1926; Hansford, 1946; Rao, Salam, 1960; Deighton, Pirozynski, 1972]. В северных широтах интенсивно развиваются только некоторые виды [Гутнер, Хохряков, 1940; Пылдмаа, 1966]. В поясе умеренного климата не обнаружены только исключительно тропические виды из родов Episoma, Dimerina, Chaetodimerina, Mycophaga, Saccardemyces, Phaeodimeriella, Nematothecium, Phaeophragmeriella, Phragmodimerium, Pseudodiplodia, Paranectria, Lisea, Neoskofitzia, Malcaria, Eriomycopsis, Gilmaniella, Domingoella, Acroteca, Dendryphium, Chloridium, Acrospeira, Podosporium, Cheatophoma.

На территориях, расположенных севернее 60°, обнаружены виды следующих родов: Rosellinia, Pleotrachelus, Asterina, Didymosphaerina, Pleospora, Hypoxylon, Hyponectria, Calonectria, Nectria, Dasyscyphus, Ascophanus, Pyrenopeziza, Chromosporium, Geotrichum, Cylindrocarpon, Verticillium, Sporotrichum, Acremonium, Rhinotrichum, Botrytis, Gliocladium, Penicillium, Diplocladium, Mycogone, Sepedonium, Monotospora, Brachysporium, Heterosporium, Bactridium, Ampelomyces, Darluca, Coniothyrium, Fusarium.

В тропиках преобладают сумчатые микофильные виды, а в умеренном климате – деутеромицеты.

Микофильных грибов больше обнаружено на макромицетах, но это, возможно, связано со сложностью поиска паразитов на микромицетах, обычно развивающихся внутри тканей растения или в почве. Их больше также на грибах в естественных ботанических формациях, чем на сельскохозяйственных угодиях, что, по-видимому, связано с приемами земле-

Таблица 1

Распределение микофильных грибов по экологическим нишам

Экологическая ниша	В % от общего количества видов			
	фикомицетов	сумчатых	базидиомицетов	деутеромитов
На возбудителях болезней с.-х. растений	1,48	3,25	0,7	16,5
Только на других грибах	13,3	27,3	4,7	45,8
В том числе:				
на макромицетах	3,5	16,2	4,4	24,7
на микромицетах	9,8	11,1	0,3	21,1

Таблица 2

Опыты практического использования микопаразитов

Болезнь растения	Микопаразит	Литература
Ржавчина	Aphanocladium album Darluca filum	Biali et al., 1972; Forrer, 1977; Федоринчик, 1939, 1952; Pielka, 1957; Sundaram, 1962; Sebesta, Bartos, 1964; Доровская, 1969; Kuhlman et al., 1978
	Olpidium uredinis	Patil, 1960
	Penicillium notatum	Bahadur, Sinha, 1974
	Tuberculina persicina	Владимирская, 1939; Митрофанова, 1968
Мучнистая роса	Ampelomyces (=Cicinnobolus) – виды	Баталова, 1965; Кобахидзе, 1965; Рудаков, Рудакова, 1970; Philipp, Crüger, 1979; Пузанова, 1981
Мильдью винограда	Aphanocladium album	Митов, Ибрахим, 1977;
Корневые гнили, трахеомикозы и рак картофеля	Trichothecium roseum Trichoderma (виды)	Миркова, 1978 Arpai, 1966 Aytoun, 1953; Darley, Wilbur, 1954; Сейкетов, 1956; Сергеев, 1958; Лабуха, 1961; Надводник, 1962; Федоринчик, 1939, 1964; Тиллаев, 1964; Пономорева, 1964; Кустова, Владимирова, 1967; Гашкова, Матер, 1966; Белякова, 1966; Кустова, 1972; Lucretia, Tatiana, 1980; Буймистру, 1980
Фузариозный вилт	Cephalosporium acremonium	Allison, 1967
	Chaetomium sp.	Tveit, Wood, 1955
Белая гниль растений (Sclerotium spp., Sclerotinia spp.)	Coniothyrium minitans	Turner, Tribe, 1975; Huang, Hoes, 1976; Ahmed, Tribe, 1977; Huang, 1977
	Sporidesmium sclerotiorum	Ayers, Adams, 1979

Таблица 2 (окончание)

Болезнь растения	Микопаразит	Литература
Гниль сахарной свеклы (Pythium spp.)	Pythium oligandrum	Vaselu, 1977
Черная корневая гниль огурцов (Phomopsis sclerotioides)	Gliocladium roseum	Moody, Gindrat, 1977; Gindrat et. al., 1977
Склероспороз (Sclerospora graminicola)	Fusarium semitectum	Rao, Pavgi, 1976
Спорынья (Claviceps purpurea)	Fusarium roseum	Mower et. al., 1975
Апоплексия (Cytospora persoata)	Peniophora gigantea	Schulz, 1979
Корневая губка (Fomitopsis annosa)	Peniophora gigantea	Gremmen, 1963; Artman, Stambauch, 1970; Kallio, 1971; Негруцкий, 1975; Perker, 1977; Richbeth, 1979; Schulz, 1979
Hirschioporus abietinus	Hypoxylon punctatum	Negrusky, 1964; Негруцкий и др., 1978
Прикорневая гниль пшеницы (Ophiobolus graminis)	Phialophora radicicola	Deacon, 1976
Пузырчатая головня кукурузы (Ustilago zeae)	Penicillium (виды)	Харченко, Надводник, Кучма, 1967

делия и применением фунгицидов. Анализ имеющихся у нас сведений о 1815 видах дал следующие результаты (табл. 1).

Можно предполагать, что взаимоотношения почвенных грибов друг с другом также ведут к микопаразитизму, но исследований в этом отношении очень мало [Durrell, Shields, 1960; Ayers, Lumsden, 1977]. Наши исследования показали, что в почве встречается симбиотрофность между грибами, паразитизм различных типов и антагонизм.

Применение экспериментальных методов в изучении микофильных грибов показало их способность при подходящих условиях подавлять развитие гриба-хозяина. Одним из основных итогов этих исследований является также установление факта, что бóльшая часть микопаразитов мало специализирована и поражает широкий круг грибов-хозяев, относящихся к различным систематическим группам [Shigo, 1958, 1960a, b; Barkai-Golan, 1959; Barnett, 1963; Рудаков, 1971]. На степень патологического процесса влияет возраст гриба-хозяина, его питание и другие условия роста. Некоторые виды были изучены в плане практического использования (табл. 2). Сведения по этому вопросу имеются также в статье И.И. Сидоровой [1980] и сводке Университета во Флориде [Charudatton, – "Biological Control Projects in Plant Pathology", 1978].

Известны три основных направления в приспособлении грибов к микопаразитизму: погружение органов (или всего таллома) внутрь клеток хозяина, образование экзогенных органов, способных отнимать продукты питания у хозяина. Организмы, стоящие на филогенетически разных ступенях развития, могут иметь похожие приспособительные свойства. Однако во всех случаях можно наблюдать и дивергенцию морфологических признаков, соответствующих каждой филогенетической линии, и это определило многообразие форм.

Высокая специализация микопаразитных свойств характерна для эндогенных видов Chytridiales [Fischer, 1892; Karling, 1942, 1960; Wynn, Epoton, 1979], но данных о физиологии их питания практически нет. Мало известно и о степени их влияния на популяцию хозяина, хотя и имеются сведения [Боровская, 1971], что они способны интенсивно поражать хозяев. Процесс заражения идет обычным способом для этих грибов. Зооспоры оседают на поверхности хозяина, одеваются оболочкой и переливают свое содержимое внутрь его клетки. Плазмодий паразита разрастается и превращается в спорангий с короткой высовывающейся шейкой.

Микопаразитизм широко распространен также среди Mycochytridiales. Зооспоры этих грибов прикрепляются к стенкам хозяина. Внутрь проникает только пузыревидный вырост (апофиза), и от нее отходят ризоиды.

Дальнейшая эволюция микопаразитизма следовала по пути образования экзогенных органов, иногда лишь частично внедряемых в полость клетки хозяина. Но эндогенный паразитизм вновь обнаружился у деутеромицетов (Myceliophthora, Sepedonium, Mycogone, Ampelomyces, Fusarium, Verticillium и др.), хотя здесь уже как неспецифический признак. Они никогда не теряют оболочку, а при гибели хозяина обычно продолжают расти сапротрофно. Даже типичный некротроф Trichoderma lignorum способен частично внедрять свои гифы в живые клетки хозяина [Weindling, 1932; Dennis, Webster, 1971; Ferreta-Carrato, 1976; Лернер, Сидорова, 1977].

Эндогенная грибница видов рода Ampelomyces (= Cicinnobolus) проходит все стадии развития в клетках хозяина, восприимчивость которых у одних видов больше в старом возрасте, а у других – в молодом [Кобахидзе, 1965; Бондаренко, 1974], а клейстокарпии всегда легче заражаются молодыми [Emmons, 1930; Hervert, 1954; Bonifacio, 1957]. Распространению гиперпаразитной гифы некоторое сопротивление оказывают поперечные перегородки мицелия хозяина, но под давлением они постепенно изгибаются и разрываются. На конечных этапах паразитизма больные клетки хозяина вздуваются и в них формируются пикниды. Стенки хозяина постепенно исчезают, в связи с чем некоторые авторы относят Ampelomyces к бионекротрофам. На искусственных средах микопаразит образует поверхностную грибницу и пикниды. Последние здесь обычно с устьичным отверстием. Строгой специализации виды Ampelomyces не имеют [Blumer, 1933; Пузанова, 1981]. Однако, по нашим данным [Рудаков, 1979], их вирулентность часто ограничена пределами рода гриба-

хозяина. При этом невирулентные штаммы обычно проникают внутрь клеток, но не разрастаются. Подобная несовместимость характерна для взаимодействия многих других видов микофильных грибов при развитии на неподходящем хозяине. Известно также, что некоторые грибы способны внедрять активно растущие гифы в стареющие гифы или споры своего же мицелия [Nolan, 1975; Kozar, Netolitzky, 1979].

Таким образом, в отличие от облигатного эндогенного микопаразитизма хитридиевых грибов у деутеромицетов это свойство неустойчиво, проявляясь параллельно с развитием некротрофных признаков.

Стенки хозяина являются первым барьером на пути микопаразита. Они обычно плотные, часто занимают около 30% от сухой массы клетки. Внешний толстый слой (экзоспорий) стенки окрашенный, а внутренний (эндоспорий) обычно бесцветный. Каждый из них также неоднороден. Показано [Мочалкин, Рудаков, 1971], что упаковка молекул в оболочке многих грибов анизотропна. Сложность ее архитектоники показана в работе Б.Х. Шкляр [1977]. Разрушение оболочки хозяина микопаразитом может происходить путем механического давления, литическими ферментами или оба фактора выступают одновременно. Ферменты воздействуют на клеточные стенки комплексно, соответственно их специфичности в отношении структурных элементов (глюкана, маннана, хитина, белка, углевод-протеиновых комплексов). Предложен ряд методик изучения активности этих ферментов (см. Методы изучения физиологии микофильных грибов), пользуясь которыми мы обнаружили значительную их активность у многих видов (см. Приложение). При этом наибольшее число активных видов оказались сосредоточенными в группе факультативных биотрофов.

Клеточные стенки бывают ответственны за антигенную специфичность организма. Разрушение защитных биологически активных веществ хозяина микопаразиты, по-видимому, осуществляют специфическими ферментами. На примере одного из них (ацилазы), трансформирующего пенициллин, было показано широкое распространение этих веществ среди микофильных видов, особенно факультативных биотрофов [Рудаков и др., 1978]. Слабая активность в этом отношении биотрофных видов находит объяснение в общей теории иммунитета как реакции отторжения. Ряд данных показывает, что лизис стенок хозяина при внедрении биотрофов носит локальный характер [Hoch, 1978]. Иногда хозяин создает плотный воротничок вокруг проникшей гифы [Ikediugwu, 1976a, b].

Многообразие защитных функций оболочки приводит к тому, что механический фактор устойчивости выступает как второстепенный, хотя и имеет определенное значение. Это хорошо показано на примере Piptocephalis virginiana, паразитирующей на Choanephora cucurbitarum и Phycomyces blakesleeanus [England, 1969]. Темные оболочки грибов-хозяев более устойчивы к разрушению [Barnett, 1963].

Эволюция микопаразитов, по-видимому, имеет множество путей. Нет сомнения, что полусапрофитные виды находятся на нижней ступени развития. Тем не менее наблюдаются также случаи, когда сапрофитные виды проявляют свойства симбиотрофов. Например Э. Пармасто [Parmasto, 1974] в плодовых телах базидиомицета обнаружил интрагимениальный

аскомицет Helicogonium jacksonii White. Для поиска таких микофилов мы применили следующую методику. Из молодых, внешне здоровых трутовиков стерильно извлекали внутренние участки, которые помещали в жидкий азот, а затем высевали на питательные среды. Так как мицелий симбиотрофов выходит из анабиоза быстрее, они получают временное преимущество в росте и образуют колонии. Эти исследования показали, что около 5% внешне здоровых трутовиков содержат симбиотрофные грибницы, в основном относящиеся к следующим видам: Aureobasidium pullulans, Botryoxylon geniculatum, Citromyces thomii, Haplographium sp., Mortierella isabellina, Mucor racemosus, Penicillium stoloniferum, Trichoderma lignorum, Tritirachium sp., Verticillium psalliotae.

Обращает на себя внимание, что среди этого перечня только V. psalliotae – биотрофный микопаразит. В основном это полусапротрофы, но приспособившиеся к симбиотрофному питанию в теле трутовиков. По-видимому, такая сбалансированность организмов не результат постепенной эволюции паразитизма, а случай, когда у нового хозяина еще отсутствуют иммунные реакции на эти виды. Такое же объяснение, по-видимому, можно отнести и к другим многочисленным фактам биотрофного паразитизма отдельных штаммов, полусапрофитных или некрогенных микофильных видов.

Эволюция паразитизма представляет процесс, в котором одновременно развиваются физиологически разные направления. Преодоление иммунитета хозяина одними микопаразитами идет путем усиления у него некрогенных реакций, а другими, наоборот, потерей свойств, возбуждающих иммунную реакцию, и установлением биотрофного взаимодействия. Это подтверждается и многочисленными фактами изменения типов взаимодействия микофильных видов на разных грибах-хозяевах. Например, Sepedonium chrysospermum является активным некротрофом на многих шляпочных грибах, но при контакте с Botrytis cinerea и некоторыми другими гифомицетами способен биотрофно развиваться внутри их мицелия (рис. 1). Обращает внимание также и то, что шляпочные грибы можно рассматривать как более древних хозяев этого микопаразита, так как только на них он образует сумчатую стадию. Многие виды биотрофных микопаразитов способны развивать свою грибницу в клетках хозяина. Однако обычно они менее специализированы, чем виды, проникающие в хозяина лишь короткими гаусториями или только прикрепляющие к нему присоски.

Гаустории типичны для видов Piptocephalis. Ростовые трубочки этих грибов проявляют тропизм к хозяину и при контакте с ним образуют аппрессорий. Из последнего вырастает тонкая засе[illegible]нная пропагативная гифа. Она быстро проникает через оболочку хозяина и [illegible]мирует мешковидную или ветвистую гаусторию. Барнет [Barnett, 19[illegible]3] считает, что форма гаустории зависит от особенностей генотипа микопаразита и влияния защитных свойств хозяина.

Некоторые микопаразиты разрушают оболочку [illegible]на в месте контакта с ним (20–30 мкм в диаметре), но не внедряются внутрь, а образуют общую с ними плазмодиосему, через которую и происходит адсорб-

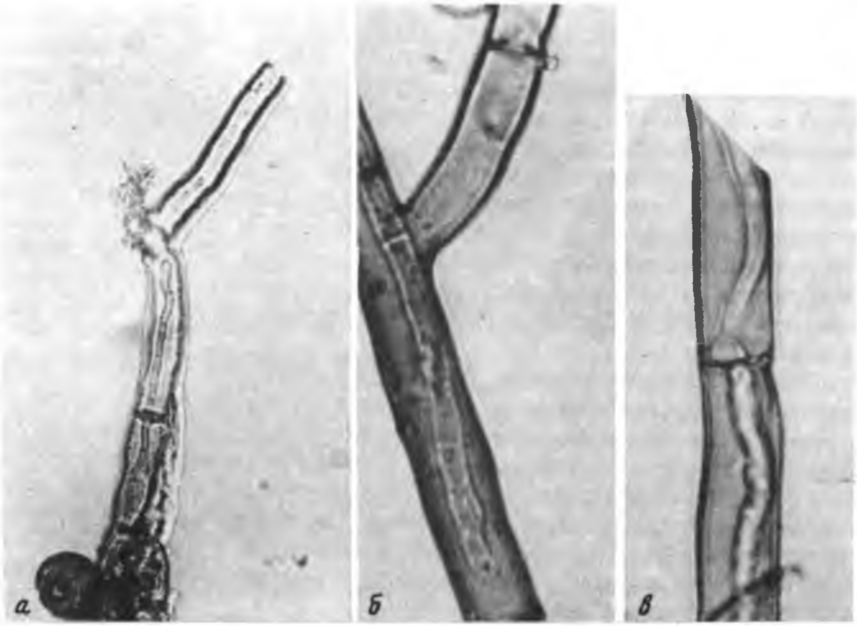


Рис. 1. Гиперпаразитные гифы Sepedonium chrysospermum в клетках Botrytis cinerea
а – в конидиеносцах, *б* – в гифах, *в* – проникающие через перегородку (ориг.)

ция веществ. Это хорошо видно на электронно-микроскопических снимках Gonatobotrys simplex, паразитирующей на Alternaria; Calcarisporium parasiticum, паразитирующей на Physalospora, и Stephanoma phaeospora – на Fusarium [Hoch, 1977a, b, 1978].

Контактные органы микопаразитов различны по форме. В наиболее простом строении – это длинные тонкие ветви мицелия, обвивающие гифу хозяина [Shigo, 1960a, b]. Более специализированные микопаразиты имеют шарообразные или конические аппрессории или лапчатовидные клетки, охватывающие гифу хозяина [Marvanova, 1977; Jordan, Barnett, 1978].

Своеобразный тип организации микопаразитизма обнаружен у Chaetocladium jonessi и Parasitella simplex при их развитии на грибах-хозяевах. В месте контакта паразита и хозяина стенки обоих грибов полностью разрушаются и образуется общая клетка, включающая ядро и цитоплазму партнеров.

Биотрофный микопаразитизм, по-видимому, широко распространен в природе и не ограничен специализированными группами. Хорошим примером может служить род Calcarisporium, где C. parasiticum – биотроф, C. arbuscula – некротроф, а все остальные – почвенные сапротрофные виды.

Граница между физиологическими группами биотрофов и некротрофов является нечеткой и включает ряд промежуточных переходных форм.

Переход от биотрофов к некротрофам хорошо выражен у Darluca filum. На трансмиссионном и сканирующем электронных микроскопах Карлинг и др. [Carling et al., 1976] показали, что гифы этого гриба внедряются в клетки хозяина, разрушая их оболочку ферментами, затем паразитируют биотрофно и, наконец, вызывают некроз клетки. Таким же методом обнаружены аппрессории и эндогенная грибница у Verticillium sp., паразитирующего на Alternaria brassicae [Tsuneda et al., 1976; Tsuneda, Skoropad, 1977]. Способны к биотрофному развитию и виды рода Acremonium [Singh et al., 1973; Сидорова, Тарасов, 1977].

Некротрофная группа микофильных грибов объемная по составу и включает представителей многих семейств и родов. Иногда деструктивный микопаразитизм проявляют и фитопатогенные виды, особенно Rhizoctonia solani (Pruszynska-Gondek, 1974; Srinivasan, Kannan, 1975; Vaselu, 1976), а также отдельные виды трутовых грибов родов Polyporus, Pleurotus, Schizophyllum [Griffith, Barnett, 1967]. Некроз клеток хозяина хорошо заметен на трутовиках и шляпочных грибах, а у мицелиальных грибов можно наблюдать частичный или полный лизис их гиф, иногда наступающий еще до непосредственного контакта с паразитом. Эта группа микофилов имеет много видов, которые синтезируют антибиотики, специфические ферменты и токсины [Билай, 1961; Федоринчик, 1964; Рудаков, 1970; Муромцев и др., 1969, 1971]. Исследования на электронном микроскопе показали отсутствие у этих микопаразитов аппрессориев, а внедрение в клетку хозяина происходит механически с участием литических ферментов [Ikediugwu, 1976a, b; Hoch, Fuller, 1977].

Выше отмечено, что часть некротрофных видов проявляет биотрофные признаки, а у другой части обнаруживаются сапротрофные свойства, например виды родов Penicillium, Cladosporium, Alternaria и Mucor. Они лишь при определенных условиях поселяются на живых грибах-хозяевах. Их микофильные свойства выражены слабо. Однако довольно часто они получают значительное распространение в природе (Cladosporium aecidiicola на ржавчинах или виды родов Mucor и Penicillium на макромицетах).

Известно, что виды рода Verticillium широко распространены на различных грибах-хозяевах [Hassebrauk, 1936; Пидопличко, 1953; Pohjakallio et al., 1956; Docea, 1961; Philipp, 1963; Ervio et al., 1964; Kochman, 1966; Josifovic, 1967; Sing, Pavgi, 1975]. Некоторые из них образуют эндо- и экзогенную биотрофную грибницу, а другие вызывают некроз клеток хозяина. Аналогичное явление известно и для видов других родов. Виды, которые развиваются биотрофно, имеют слабо выраженную антибиотическую активность. Например, это виды рода Ampelomyces. Они вызывают гибель хозяина только на самых поздних этапах своего роста, после чего обычно гибнет и мицелий гиперпаразита, хотя некоторые авторы считают, что осенью он может развиваться как сапрофит [Montemartini, 1928]. К биотрофам можно отнести, по-видимому, все виды семейства Piptocephalidaceae [Ayers, 1933; Berry, Barnett, 1957]. Однако многие другие виды на одних хозяевах растут биотрофно, а на других – некротрофно. Это было известно для Trichothecium roseum [Darpoux, 1960] и Gliocladium roseum [Barnett, Lilly, 1958]. Все такие

виды необходимо отграничить от группы биотрофов", рассматривая их как факультативные некротрофы [Rudakov, 1978]. К ним следует отнести многие виды рода Acremonium, некоторые виды Fusarium, Verticillium и ряд др. У всех них обнаружены антибиотические вещества. К факультативным некротрофам можно отнести и виды рода Sepedonium, которые на одних хозяевах ведут только некротрофный образ жизни, а на других – только биотрофный. Однако их некротрофные признаки значительны, показывая переход к следующей физиологической группе, которую можно назвать "факультативные биотрофы". Многие из них вызывают гниение трутовиков и шляпочных грибов, а на некоторых других хозяевах проникают внутрь их гиф и развиваются биотрофно. В парных культурах мы наблюдали изменение их физиологических свойств в период онтогенеза. В некоторых случаях сначала происходит конкурирование с хозяином за субстрат и лизис мицелия последнего, затем – проникновение внутрь его гиф и биотрофное развитие. Чаще же больные клетки хозяина уже на вторые сутки темнеют, затем сморщиваются и гибнут или, наоборот, деформируется гифа паразита, а не хозяина. Такой тип взаимодействия с хозяином, по-видимому, доминирует в природе. Это обнаружено нами для видов родов Dactylium, Diplocladium, Mycogone, Gliocladium, Oospora, Sporotrichum, Verticillium и ряда др. Иногда такой тип микопаразитизма проявляют и фитопатогенные грибы, что было показано Бутлером [Butler, 1957] в отношении Rhizoctonia solani. Все виды факультативных биотрофов проявляют значительную антибиотическую активность.

Микофильные грибы, которые могут осваивать хозяина только после того, как вызовут некроз его клеток, следует выделить в настоящие некротрофы. Это многие виды родов Mucor, Trichoderma и ряд др.

Многие грибы были отнесены авторами к микофильным видам на основании изучения гербарных образцов, без проверки физиологических свойств организмов. Как и следовало ожидать, результаты экспериментальной проверки показали, что часть этих видов не обладает свойством развиваться на живых грибах и неспособна их убивать. Они поселяются на грибах, которые уже погибли от других причин и разрушают их полусапротрофно. Наконец, имеются виды, которые приспособились ассоциировать с другими микофильными грибами на их хозяевах, но сами не обладают ни биотрофными, ни некротрофными свойствами. У таких видов отсутствуют или слабо выражены антибиотические вещества.

Таким образом, физиологические различия микофильных грибов позволяют их разделить на шесть групп: 1) биотрофы, 2) факультативные некротрофы, 3) факультативные биотрофы, 4) некротрофы, 5) полусапротрофные микофилы, 6) сапротрофные ассоцианты.

В Приложении показано, как разделились все изученные нами виды по физиологическим группам.

Гаустории Piptocephalis virginiana в клетки одних хозяев проникают только вблизи молодых кончиков гиф, других – также взрослых [Berry, Barnett, 1957]. Возможно, поэтому некоторые виды хозяев в присутствии этого микопаразита развивают лишь дрожжеподобные колонии [Evans et al., 1978]. Сапролегниевые грибы заражаются Olpidiopsis incrassata до появления зооспорангиев или оогониев, но если эти органы хозяина удалить, то восприимчивость восстанавливается [Slifkin, 1961]. А.И. Бондаренко [1974] отметил, что Ampelomyces лучше развивается на стареющей грибнице хозяина, но у Sphaerotheca tomentosa и Erysiphe cichoracearum, наоборот, восприимчивей молодые гифы.

Ряд авторов [Boosalis, 1956; Butler, 1957; Slifkin, 1961, 1963; Calderone, Barnett, 1972; Manocha, Deven, 1975; Turner, Tribe, 1976] показали, что питание хозяина влияет на степень его иммунности к гиперпаразиту. Отмечено, что имеет значение как качество питательной среды, так и соотношение элементов, главным образом C/N, а также микроэлементов [Barnett, Lilly, 1958; Shigo, 1960a, b; Berry, 1959; Shigo et al., 1961; Geypens, 1977; Hunter et al., 1977]. Паразитизм Bispora cornuta на мукоровых более выражен на средах, богатых протеинами, чем сахаром, а обильный рост хозяина не определяет его устойчивости [Ayers, 1933, 1941]. Бери [Berry, 1959] испытывал влияние 10 источников азота и углерода на восприимчивость 10 хозяев к Piptocephalis verginiana. Повышение восприимчивости отмечено на средах с казеином, дрожжевым экстрактом и глютаминовой кислотой. Наоборот, сульфат и нитрат аммония и фенилаланин снижали восприимчивость. Имело значение количество углерода, но не его источник. Однако Барнет [Barnett, 1963] показал значение источника углерода при паразитировании Olpidiopsis incrassata. Показано также влияние тиамина на взаимоотношения Dimargaris verticillata с хозяином [Erb, 1977]. Но в других опытах [Jordan, Erb, 1976] на средах с тиамином паразитизм был менее выражен, чем на глюкозо-дрожжевой среде. На характер взаимоотношений видов Piptocephalis с хозяевами оказывает влияние температура [Curtis et al., 1978].

Споры многих микопаразитов прорастают в воде или на агаре [Calpouzos et al., 1957; Emmons, 1930; Shigo, 1960a, b; Ervio, 1965; Allison, 1967]. Однако отдельные виды требуют наличия специфических веществ хозяина или дрожжевого экстракта [Berry, Barnett, 1957; Barnett, Binder, 1973; Gams, 1975].

Изоляты гиперпаразита Darluca filum отличаются широкой изменчивостью признаков [Хасанов, Сидорова, 1974], но хорошо растут на искусственных средах, особенно при добавлении веществ естественного происхождения [Чайка, Сидорова, 1977]. Микопаразит Tieghemiomyces parasiticus на средах с глюкозой и другими простыми сахарами не растет, предпочитая глицерин [Binder, Barnett, 1973]. Гриб Darluca filum, выделенный нами с ржавчины кукурузы и бамбука в Грузии, прорастал только при добавлении к среде экстракта (отвара) уредоспор хозяина, но в последующих поколениях рос и без экстракта. Аналогично вели

Tuberculina persicina, T. fungicola, Sporotrichum mycophilum, Ampelomyces spp.

После нескольких пересевов наблюдается усиление роста колоний видов рода Oospora и ряда других грибов. Это же было отмечено и для видов Piptocephalis [Berry, Barnett, 1957]. Наоборот, природные изоляты Sepedonium chrysospermum прорастают хорошо, а вторые поколения – плохо или вообще гибнут. Все эти различия можно объяснить разнообразием в требованиях к субстрату [Steinberg, 1939; Mann, 1944; Dognet, 1955; Tandom, Agarwala, 1956; Беккер, 1963].

Большая часть изученных нами микофильных грибов удовлетворительно росла на агаре Чапека с 1%-ным кукурузным или дрожжевым экстрактом, а также на сусло-агаре. Но при выращивании культур погруженным способом отмечена разная предпочтительность видов к изученным источникам углерода и азота. В этих опытах постоянным компонентом минерального питания был состав среды Чапека (без сахарозы), а также 1%-ный кукурузный экстракт. К такой основе добавляли: к среде I – сахарозы 5%; к среде II – глюкозы 5% + пептона 1%; к среде III – крахмала 5% + NH_4NO_3 0,5%. Культуры выращивались при 22 ± 2° на качалке. Через семь суток мицелий отцеживался через капрон и взвешивался, а культуральная жидкость микроскопировалась для учета спорулирующей активности. Различия в росте культур на разных средах приведены в Приложении. Обнаружено, что все изоляты видов предпочитают одинаковые источники углерода и азота за исключением изолятов Ampelomyces, выделенных с различных специализированных форм хозяина, а также изолятов Calcarisporium arbuscula, Cladobotryum binatum, Monosporium agaricinum, Sepedonium chrysospermum. Наоборот, все изоляты полусапрофитных видов родов Penicillium, Alternaria, Cladosporium, выделенные с разных хозяев, отличаются малой дифференциацией к различиям источников питания.

В целом все изученные нами микофильные грибы можно разделить на группы: хорошо растущие в жидких средах (300–600 г/л сырого мицелия), удовлетворительно растущие (около 250 г/л), слабо растущие (менее 100 г/л). При этом между показателями роста гриба на искусственных средах и его микопаразитной активностью не обнаруживается коррелятивной зависимости.

Показано, что клетки хозяина могут выделять химические вещества, стимулирующие направление роста микопаразита [Berry, Barnett, 1957; Rakvidhyasastra, Butler, 1973]. Эффект тропизма зависит от вида гриба и условий питания. Аналогичное же явление обнаружено и у Calcarisporium parasiticum и Gonatobotrys simplex [Barnett, 1958], но у этих грибов не хозяин, а гиперпаразит выделяет вещества, стимулирующие рост гифы хозяина в его сторону. Микопаразит Aphanocladium album стимулирует переход уредостадии гриба-хозяина в телейтостадию, и авторы предложили это использовать для ограничения эпифитотии ржавчины [Biali et al., 1972]. Установлено [Forrer, 1976, 1977], что такой же эффект вызывают и продукты метаболизма гриба. Но токсины активны и против тканей растения, а гриб способен паразитировать и на возбудителе мучнистой росы [Митов, Ибрахим, 1977; Миркова,

1978]. Известно также, что ростовые вещества различного происхождения обычно задерживают рост грибов [Гасымова, 1960; Bosmans, 1960].

Значение контактного стимула показано на примере Rhizoctonia solani, паразитирующего на других грибах [Butler, 1957]. Положительный тропизм мы наблюдали у Acremonium alternatum, когда хозяином был Phytophthora infestans. Гифы микопаразита вблизи хозяина интенсивно ветвятся и образуют уплотненные тяжи, обволакивающие его мицелий. Однако такой тип взаимодействия встречается редко. Чаще наблюдается антагонизм или отсутствие заметного влияния до момента контакта партнеров, и биотрофные отношения устанавливаются на последующих этапах совместного роста.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Изучению вопросов распространения микофильных грибов в природе и плотности их популяций уделялось мало внимания [Darpoux, 1960]. Имеются лишь отдельные сведения о сезонных колебаниях их популяций, биологической роли в ценозах и специализации к хозяевам. Но показано, что даже такой полусапротрофный микофил, как Penicillium notatum, специализирован к отдельным видам ржавчины злаков [Bahaur, Sinha, 1974]. Наряду с этим ржавчина на разных сортах пшеницы не проявляла заметного различия в восприимчивости к гиперпаразиту Darluca filum [Чайка, 1978].

Региональное обследование микофильных грибов на головне хлебных злаков в Польше выполнил Пиелка [Pielka, 1962]. П. Пылдмаа [1966] исследовал распространение видов родов Darluca, Ampelomyces, Ramularia, Tuberculina в Прибалтике. В этом же районе микопаразиты изучались И. Мазейлатис [1961] и Э. Пармасто [Parmasto, 1959], на Дальнем Востоке и Украине – Э.З. Коваль [1964, 1968], в Московской области – И.И. Сидоровой и М.В. Горленко [1969], гиперпаразиты ржавчинных грибов изучены Б.А. Хасановым [1974] и Б.К. Баймаковой [1974], Ampelomyces в Краснодарском крае – Л.А. Пузановой [1981].

Приводимые ниже наши сведения о распространении микофильных грибов получены в результате обследования ряда районов, сбора образцов и изучения микоорганизмов на естественных субстратах и искусственных средах. Были обследованы следующие районы: Молдавия и юг Украины, Северный Кавказ, Грузия, низовья Волги, Центральная нечерноземная зона России, Киргизия, Сибирь в районах, прилегающих к городам Тюмень, Новосибирск, Иркутск, приамурская часть Хабаровского края, Приморский край в районе оз. Ханка и около Уссурийска, Южный Сахалин, Афганистан.

В Киргизии и Московской области проводились стационарные наблюдения и выполнялись экспериментальные исследования в природе одновременно с маршрутными обследованиями отрезков по 12–15 км с интервалами 50–100 км. В остальных районах выполнены маршрутные обследования.

М о с к о в с к а я о б л а с т ь. Маршрутные периодические сборы микофильных грибов проводились в период 1964–1980 гг. в Серпуховском (от Пущино-на-Оке до Турово), Одинцовском (в зоне Немчиновки, Одинцово, Голицыно, Звенигорода), Можайском (в зоне Можайска и Кубинки) районах.

Стационарные ежедекадные наблюдения выполнены на двух участках западнее Москвы размером 5 X 2 км, расположенных друг от друга на расстоянии 10 км. Один из участков сырой, частично заболоченный, второй – сухой. Оба участка включали частично лес, поле с естественным травостоем и посевы сельскохозяйственных культур.

В табл. 3 приводятся видовой состав грибов на различных макро- и микромицетах, обнаруженных в Московской области, а также интенсивность и сезоны их развития.

В средней полосе России наблюдается определенная закономерность в развитии популяций микопаразитов. Быстрый их рост по плотности и видовому разнообразию обычно наблюдается со второй половины лета. Это, по-видимому, регулируется несколькими факторами: накоплением грибов-хозяев, появлением обильных утренних рос, накоплением инфекции в природе. Первые значительные популяции образуют Monosporium agaricinum и Dactylium dendroides (рис. 2). Пораженные хозяева быстро сгнивают, обрастая пышным белым мицелием. Инфекция обычно проявляется очагами, участками по 10–20 м². Несколько позже на шляпочных грибах и отчасти на трутовиках появляется Cladobotryum varium, образуя высокий бархатистый белый налет. Несмотря на интенсивное развитие этих микопаразитов на макромицетах, на микромицетах они не обнаружены, хотя при экспериментальной проверке C. varium показывает значительную активность против фитопатогенных видов и синтезируют антибиотические вещества, проникающие через кроющие ткани пшеницы и предупреждающие развитие пустул ржавчины.

Среди микофильных грибов в Московской области своеобразно проявление Sepedonium chrysospermum. В годы с влажным летом он встречается довольно редко и появляется поздно. Наоборот, в засушливые 1972–1975 годы занимал доминирующее положение, обнаруживался с июня, а к августу уже был наиболее массовым видом на шляпочных грибах, особенно на видах Lactarius. Иногда этот микопаразит выделяется из колоний возбудителей болезней растений. Но для последних более обычен другой вид микопаразита – Sepedonium mucorinum, не встречающийся на макромицетах. Оба вида в эксперименте показали значительную способность проникать в клетки микромицетов.

В июле на многочисленных видах Mycena и Clitocybe появляется нежный светло-серый налет Calcarisporium arbuscula. Микопаразит вскоре обнаруживается и на других шляпочных грибах и трутовиках. Развитие его популяции имеет четко выраженную очаговость, а в некоторых очагах бывают поражены только отдельные виды хозяев (узкая специализация). Массовое размножение гриба обычно наблюдается в конце августа, и появляющиеся в это время экземпляры осеннего опенка особенно сильно им заражаются. Однако в сентябре активность микопаразита быстро снижается и поздние опята болеют незначительно.

Таблица 3

Развитие микофильных грибов в Московской области по сезонам года*

Гриб	Хозяин	Степень развития по сезонам года		
		май–июнь	июль–август	сентябрь–октябрь
1	2	3	4	5
Acladium curvatum Bon.	Omphalia sp.		+	+
A. dubium Hughes	Различные виды ржавчины		+	+
A. fimbriatum Rudak.	Erysiphe graminis DC.	++		
Acremonium alternatum Lk. ex S.F. Gray	Многие виды макро- и микромицетов	++	++	++
A. arxii W. Gams	То же	++	+	+
A. butyri W. Gams	"	+	++	++
A. crotocinigenum W. Gams	Fomes fomentarius Gillot			+
A. hansfordii W. Gams	То же		+	+
A. roseogriseum W. Gasm	"			+
A. zonatum W. Gams	Agaricus bisporus			+
Acrocylindrium cylindrosporum Lind.	Fomes fomentarius	+		
Alternaria alternata Keissler	Phytophthora infestnas DB.		+	++
Ampelomyces artemisiae Rudak.	Erysiphe cichoracearum DC.		+	++
A. plantaginis Rudak.	Sphaerotheca fuliginea Poll.	+	+	+
A. humuli Rudak.	S. macularis Jacz.	+	++	++
A. ulicis Rudak.	Erysiphe communis Fr.	+	+	++
Aposphaeria caespitosa Jacz.	Puccinia coronata Kleb.		+	
Arthrobotrys longispora Preuss	Различные виды ржавчины	+	+	
Aspergillus fumigatus Fres.	Mycena epipterigia Fr.		+	+
Aureobasidium pullulans Arn.	Многие виды макро- и микромицетов	++	+++	++
Beauveria bassiana Vuill.	Cladosporium herbarum Lk.			+
Botryoxylon geniculatum Ciferri	Erysiphe graminis	+	+	
	Aureobasidium caulivorum	+	+	+
	Fistulina hepatica Fr.		+	+
Botrytis cinerea Pers. ex Fr.	Puccinia coronata	++	+	
B. gonatobotryoides Cke et Mass.	Aureobasidium caulivorum		+	++
	Lactarius rufus Fr.		+	+
	Fomes fomentarius		+	+
Calcarisporium arbuscula Preuss	Различные виды шляпочных грибов и незначительно трутовики	+	++	+++

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5
C. griseum Speg.	Fomes spp., Polyporus spp.		+	+
Chaetomium cochlioides Pallis.	Agaricus bisporus	+	+	+
	Nectria cinnabarina Fr.	+	+	
Cladobotrium binatum Sacc.	Clitocybe spp.		++	++
	Fomes fomentarius		+	+
C. varium Nees ex Duby	Различные виды шляпочных грибов и трутовиков	+	++	++
C. vetricillatum Hughes	Agaricus bisporus	+	+	+
Cladosporium aecidiicola Thuem.	Puccinia coronata	++		
C. balladinae Deighton	Aureobasidium caulivorum	+	+	++
C. elegantulum Pidopl. et Deniak	Puccinia coronata	+		
C. herbarum Lk.	Многие виды макро- и микромицетов		++	+++
Cryptoleptosphaeria moravica Petr	Paxillus involutus Fr.			+
Cylindrium cordae Sacc.	Erysiphe graminis	+		
Cylindrocarpon obtusisporum Wr.	Aureobasidium caulivorum	++	++	+
	Erysiphe communis	+		
	Ovularia monosporia Sacc.	++	+	
C. stilbophilum Rudak.	Aureobasidium caulivorum	++	++	++
Cylindrocephalum stellatum Sacc.	Phytophthora infestans	+		
Cylindrophora alba Bon.	Lactarius vellereus Fr.	+	+	+
	Russula foetens Fr.	+	+	+
Dactylium boletorum Sacc.	Boletus edulis Bull.		+	+
Dactylium dendroides Fr.	Различные виды шляпочных грибов и трутовиков	+	+++	++
Darluca filum Cast.	Puccinia spp.		++	++
Diplocladium majus Bon.	Clitocybe spp., Russula spp.			++
D. penicilloides Sacc.	Omphalia umbellifera Fr.		+	+
	Clitocybe clavipes Quelet		++	++
Echinobotryum atrum Cda.	Puccinia spp.	+	+	+
Fusarium epistromum Booth	Fistulina hepatica		+	
F. equiseti Sacc.	Puccinia coronata	+	+	
F. lateritium Nees	Polyporus radiatus		+	+
F. moniliforme Sheld.	Puccinia coronata	+		
F. nivale Ces.	Alternaria alternata	+	+	
	Aureobasidium caulivorum	+		

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5
F. oxysporum Schlecht.	Nectria cinnabarina	+		
	Phytophthora infestans	+	+	+
	Clitocybe spp., Mycena spp.			
Geomyces pannorum	Amanita mucaria Fr.			+
Glicoladium album Petch	Alternaria alternata	+	+	+
	Cladosporium fulvum Cke.	+	+	+++
G. comtus Rudak.	Fomes spp., Polyporus spp.	+	+	+
G. penicilloides Cda.	Phytophthora infestans		+	++
	Fusarium spp.			++
G. virens Miller, Giddens et Foster	Колонии различных видов сапротрофных грибов			++
G. viride Matr.	Agaricus bisporus			++
	Corticium spp., Polyporus spp.		+	+
Haplographium fuscipes Sacc.	Cantharellus cibarius		+	++
	Paxillus involutus			+
Haplaria repens Bon.	Fomes spp., Polyporus spp.	++		
Hyalopus mycophilus Cda.	Clitocybe spp., Mycena spp.	+	+	
H. parasitans Berk. et Curt.	Polyporus spp.	+	+	+
Hypocrea spp.	Fomes spp., Polyporus spp.	+	+	++
Hypomyces spp.	Шляпочные грибы		+	+
Jacobia conspicua Arnaud	Puccinia coronata		+	
Macrosporium uredinis Ell. et Barth.	Puccinia coronata	+		
	Aureobasidium caulivorum		+	
Monilia megalospora Sacc.	Fomes fomentarius		++	++
M. mycophila Sacc.	Schizophylum sp.		+	++
Monosporium agaricinum Bon.	Различные шляпочные грибы и отчасти трутовики	+	+++	+
M. meliolicola Speg.	Nectria cinnabarina	+		
Monotospora pumilum Sacc.	Alternaria alternata		+	+
Mortierella dichotoma Linnem.	Fomes fomentarius		+	+
M. elasson Sideris et Paxton	Hypholoma fasciculare			+
M. hygrophila Linnem.	Mycena sp.			+
Mucor racemosus Fres.	Различные виды макромицетов			++
Mycogone alba Fr.	Agaricus bisporus			+
M. cervina Fr.	Russula spp.		+	+
M. rosea Fr.	Различные виды шляпочных грибов		++	++
Myceliophthora lutea Cost.	Nectria cinnabarina	+		
Mycosticta cytosporicola Flor.	Aureobasidium caulivorum	+	++	++

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5
Myrothecium verrucaria Ditm. ex Fr.	Fusarium oxysporum			++
	Polyporus spp.		+	+++
Nyctalis asterophora Fr.	Lactarius spp.		+	+
Oospora ferruginea Bres.	Fomes fomentarius	+	++	
O. hyalinula Sacc.	Alternatia alternata		+	
	Phytophthora infestans		+	
O. hypoxylicola Sacc. et Vogl.	Различные виды трутовиков и отчасти шляпочные грибы		+	+
O. nectricola Richon	Nectria cinnabarina	+		
O. nicotianae Penz. et Sacc.	Nectria cinnabarina	+		
O. pullulans Lindau	Многие виды макро- и микромицетов	++	+	
Paecilomyces elegans Mason et Hughes	Fomes fomentarius		+	
Penicillium camemberti Thom	Mycena spp., Clitocybe spp., Russula spp.		+	++
P. citrinum Thom	Erysiphe graminis	+		
P. fellutanum Biourge	Clitocybe clavipes		+	+
P. lanosum Westling	Erysiphe graminis	+		
P. lilacinum Thom	Fomes fomentarius		+	++
P. luteum Zukal	То же		+	+
P. puberulum Bain.	Fomes spp., Polyporus spp.	+	++	+++
P. purpurogenum Stoll.	Mycena sp.		+	
P. rugulosum Thom	Alternaria alternata		+	+
P. stoloniferum Thom	Paxillus involutus			+
P. tardum Thom	Cladosporium fulvum		+	+
P. umbonatum Soppitt	Clitocybe clavipes		+	++
	Russula foetens			+
P. vermiculatum Dang.	Erysiphe cichoracearum	+		
	Fomes fomentarius		+	+
Phyllosticta pucciniospila Mass.	Puccinia graminis		+	+
Physalospora colemae Wint.	Fomes fomentarius			+
Pyrenochaeta mitteriella Sahni	Nectria cinnabarina	+		
Rhacodium nidulus Sacc.	Aureobasidium caulivorum		+	+
Rhinotrichum alterosum Viegas	Polyporus spp.	+	+	+
R. aureum Cke. et Mass.	Fomes spp., Polyporus spp.	+	+	++
Rhizopus oryzae Went. et Prin. G.	Russula foetens		+	++
Sclerotium fungorum Fr.	Aureobasidium caulivopum	++		
S. rhizodes Auersw.	Puccinia sp.	++		
Scopulariopsis brevicaulis Bain.	Fomes fomentarius	+	+	+

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5
	Puccinia graminis		+	
S. fimicola Vuill.	Agaricus bisporus	+	+	+
Sepedonium ampullosporum Damon	Boletus edulis		+	
S. chrysospermum Fr.	Различные виды шляпочных грибов	+	+++	+
S. tulasneanum Plowr. ex Sacc.	Fomes fomentarius	+		
Sirosperma floridana West.	Aureobasidium caulivorum		++	++
Spicaria mucoricola Speg.	Fomes fomentarius	+	+	
	Alternaria alternata			+
	Phytophthora infestans			+
Sporotrichum aeruginosum Schw.	Agaricus bisporus	+	+	+
S. chrysospermum Harz.	Fomes fomentarius	+	+	+
	Paxillus involutus	+	+	+
S. croceum G. Kunze et Schm.	Clitocybe subalutacea Gillot		+	
S. mycophilum Lr. ex Fr.	Alternaria alternata		+	+
Stachylidium variabile Sch. et Sacc.	Cytospora pinastria Fr.		+	
Stemphylium pulchrum Sacc.	Agaricus bisporus	+	+	+
	Aureobasidium caulivorum		+	+
Stysanus berkeleyi Sacc.	Russula foetens			+
Syncephalastrum racemosum Cohn. et Schroet.	Clitocybe spp., Russula spp.		+	+++
Syncephalis teruis Thaxter	Fomes spp., Polyporus spp.		+	++
Thamnidium fulvum Milko	Russula rubra Fr.			+
Torula convoluta Harz	Clitocybe clavipes		+	
T. graminis Desmaz.	Phytophthora infestans			+
Trichoderma album Preuss	Erysiphe graminis	+		
T. aureoviride Rifai	Polyporus pergamenus		++	+++
T. harzianum Rifai	Polyporus spp., Merulius spp.		++	+++
T. lignorum Harz	Многие виды макро- и микромицетов	+	++	+++
T. piluliferum Webster. et Rifai	Fomes fomentarius		+	+
	Polyporus sulphureus		+	++
T. polysporum Rifai	Fomes spp., Polyporus spp.	+	+	++
T. viride Pers. ex S.F. Gray	Различные виды грибов	+	+	++
Trichosporium herbarum Jaap.	Puccinia coronata	++	+	
Trichothecium roseum Lk. ex S.F. Gray	Многие виды макро- и микромицетов	+	+	+++
Tritirachium sp.	Fomes spp., Polyporus spp.		+	+

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5
Tuberculina persicina Sacc.	Puccinia spp.	+		
Verticillium agaricinum Cda.	Agaricus bisporus	+	+	+
V. berkeleyanum Karst.	Fomes fomentarius		+	
V. discisedum Sacc. et Fairm.	Cytospora leucostoma Sacc.	+		
V. lamellicola W. Cams	Clitocybe clavipes		+	
V. marquandi Mass.	Clitocybe subalutacea			+
	Russula foetens			+
V. microspermum Sacc.	Clitocybe subalutacea			+
V. psalliotae Tresch.	Agaricus bisporus	+	+	+
	Cantharellus cibarius Fr.		+	
	Fomes fomentarius		+	
V. vile Hughes	Phytophthora infestans		+	++
V. villosus Rudak.	Cladosporium fulvum		+	+
	Verticillium vile			+
Zythia boleticola Ell. et Ev.	Ixocomus luteus	+		
	Russula foetens		+	

* + – поражены отдельные экземпляры; ++ – значительно; +++ – поражены почти все образцы.

В конце июля на макромицетах появляется Mycogone rosea. Сначала он обнаруживается на внутренней стороне шляпок трубчатых грибов, образуя плотный бархатистый светло-фиолетовый налет. В период наших наблюдений значительного размножения этого микопаразита не было.

В августе к перечисленным микопаразитам на шляпочных грибах прибавляются Cladobotryum binatum, Diplocladium majus, D. penicilloides, которые развивают пышные белые колонии, по внешнему виду очень похожие на Dactylium dendroides или Cladobotryum varium. Обнаруживаются также грибы с почерневшими (некрозными) краями шляпок. Обычно из таких участков выделяются микофильные виды родов: Sporotrichum, Hyalopus, Acremonium, Mucor, Mortierella.

С середины сентября сначала на погибших по тем или иным причинам шляпочных грибах, а затем и на неповрежденных экземплярах обнаруживаются различные виды родов: Mucor, Mortierella, а также Penicillium, Trichoderma, Alternaria, Cladosporium. Они полностью вытесняют виды летнего сезона и, по-видимому, инактивируют их.

Несколько иной состав микофлоры формируется в Московской области на различных трутовиках. Поверхность плодовых тел многолетних видов часто бывает усеяна темными точками-пикнидами (обычно видов рода Phoma) или перитециями различных сумчатых грибов. Но все они, очевидно, не причиняют хозяину большого вреда. Однако отдельные трутовки бывают сплошь покрытыми колониями видов рода Penicillium.

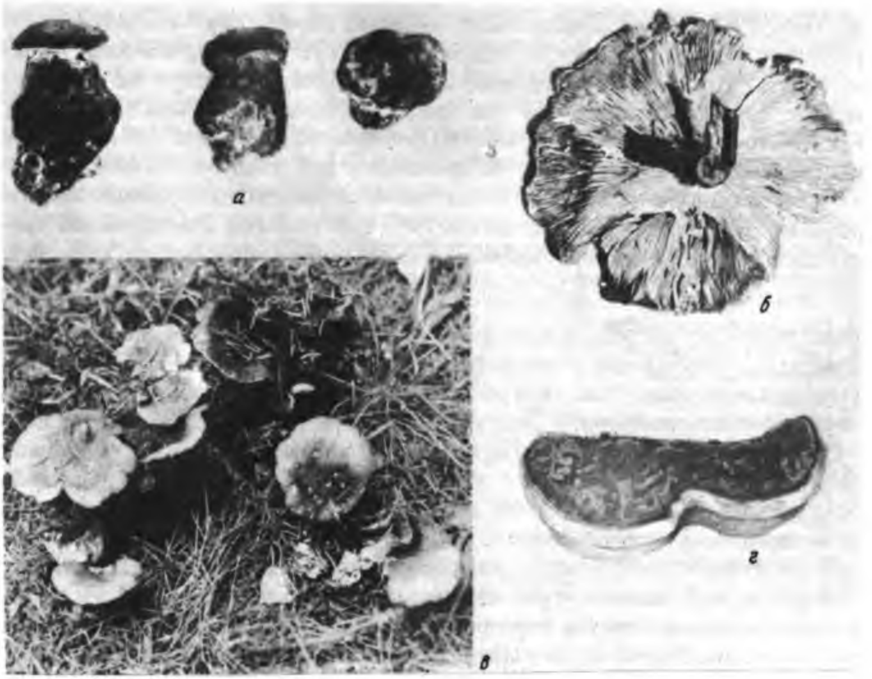


Рис. 2. Деформация шампиньонов, пораженных Verticillium psalliotae (*а*); Calcarisporium arbuscula на гимении хозяина (*б*); общая картина развития C.arbuscula на шляпочных грибах (*в*); Penicillium purpurogenum на гимении трутовика (*г*) (ориг.)

Эти микопаразиты значительно их угнетают, особенно на стволах деревьев. В это же время на трутовиках появляется и Trichoderma lignorum, а на Fomes и Polyporus – также Monilia megalospora, образующий множество светло-желтых подушечек (напоминающих по внешнему виду Trichoderma lignorum). Несколько похожие подушечки формирует на многолетних трутовиках и Hypocrea fungicola, но у этого гриба подушечки обычно тесно сгруппированы и постепенно срастаются в общую бугристую светлую строму, включающую множество перитециев с нитевидными сумками. На гниющих трутовиках иногда встречается сплошной крупнобархатистый буроватый налет, принадлежащий Haplaria repens.

На некоторых трутовиках, особенно пластинчатых, встречаются белые паутинистые мицелии Cladobotryum varium и отчасти Dactylium dendroides. Внутри многолетних трутовиков у основания пластинок или трубочек обычно обитают мицелии многих микопаразитов. Они хорошо видны на поперечном срезе плодового тела хозяина. Высеяв такие участки на питательные среды, мы выделили виды родов: Oospora, Sporotrichum, Verticillium, Acladium, Acremonium, Scopulariopsis, Gliocladium, Fusarium. Все эти грибы, по-видимому, зимуют в трутовиках.

Перезимовка микопаразитов, поражающих шляпочные грибы и трутовики, в значительной степени зависит от погоды осенью. В годы с сырой,

но теплой осенью на гниющих макромицетах интенсивно размножаются полусапротрофные виды из родов Mucor, Penicillium, Cladosporium, Alternaria. Наблюдения в природе и исследования культур на искусственных средах показали, что эти виды подавляют рост микопаразитов. Кроме того, весной на таких полусгнивших образцах развиваются колонии бактерий и приводят их к полному разрушению. Только в годы с сухой осенью микопаразиты уходят в зимовку, слабо заселенные сапротрофами. Сухая осень наблюдалась в 1975 г. В этот год был проведен следующий опыт. В сентябре собраны образцы микопаразитов на хозяевах:

Микопаразит	Хозяин
Calcarisporium arbuscula	Russula decolorans
Cladobotryum varium	Polyporus sulphureus
Diplocladium majus	Clitocybe subalutacea
Monilia megalospora	Fomes fomentarius
Monosporium agaricinum	Russula decolorans
Mycogone rosea	Clitocybe clavipes
Penicillium umbonatum	Russula foetens
Penicillium vermiculatum	Fomes fomentarius
Sepedonium chrysospermum	Lactarius turpis
Syncephalastrum racemosum	Clitocybe clavipes
Trichoderma lignorum	Polyporus radiatus

Образцы помещены в однослойные марлевые мешочки, уложены на поверхность почвы в лесу и укрыты тонким слоем опавших листьев. Эти же виды микопаразитов были выращены на агаре Чапека и вместе со слоем агара также помещены в мешочки и разложены под опавшими листьями в лесу. Анализ части образцов в январе, а затем в начале апреля (выход из-под снега) показал, что все микопаразиты жизнеспособны.

Полный анализ зимовавших образцов был сделан 13 июня, когда в природе начали появляться новые экземпляры шляпочных грибов, а также стал заметен рост трутовиков. Анализ включил следующие исследования: посев перезимовавших мицелиев микопаразитов на питательные среды в чашках Петри и наблюдения за ростом колоний; изучение развития конидий (взятых из перезимовавших колоний) в висячих каплях воды; анализ видового состава грибов, выросших на образцах в поле, а также выросших после инкубации образцов во влажной камере.

Результаты исследований выявили следующий состав вторичных грибов, размножающихся на зимующих колониях микопаразитов: Mucor parasiticus – постоянный компонент на всех образцах; Trichoderma polysporum и Penicillium stoloniferum – на всех образцах, кроме зимовавших колоний видов родов Trichoderma и Penicillium. На отдельных образцах обнаружен Botrytis cinerea.

Микопаразиты показали разную степень жизнеспособности. При анализе 11 апреля установлена жизнеспособность всех видов, но при анализе 13 июня обнаружены различия. В посевах на питательных средах и на образцах во влажных камерах мицелий Syncephalastrum racemosum был жизнеспособен, а его споры нет. Гриб, по-видимому, сохраняется зимующим мицелием. Виды рода Penicillium и Trichoderma lignorum имели жизнеспособный мицелий и конидии. Sepedonium chrysospermum сохраняется конидиями, а также мицелием, проникшим внутрь гиф видов

родов Botrytis и Mucor. Подушечки Monilia megalospora значительно заселены бактериальной флорой, но в основном сохранили жизнеспособность и образовали тонкостенные перитеции. Колонии Calcarisporium arbuscula сохранили жизнеспособными микросклероции и конидии. Образцы с зимовавшими колониями Monosporium agaricinum, Mycogone rosea, Cladobotryum varium, Diplocladium majus при пересеве на питательные среды обрастали сапротрофными видами Mucor, и только по мере старения последних на их поверхности появлялись подушечки микопаразитов. Изучение этих грибов в парных культурах с тест-видами показало, что эти микопаразиты способны проникать внутрь клеток мукоровых грибов.

Видовой состав микофильных грибов на микромицетах–возбудителях болезней растений и на колониях сапрофитов имеет значительные отличия. Рано весной на усохших ветках березы в пустулах Cytospora ambiens часто обнаруживается мицелий Trichoderma, Penicillium или светлые колонии Oospora hypoxylicola. В это же время на стромах Nectria cinnabarina поселяется Fusarium oxysporum var. mycophilum, образующий плотные подушечки красноватого цвета, под которыми обычно наблюдается легкое ослизнение верхнего слоя хозяина. Этот гиперпаразит был раньше известен только как возбудитель болезни шампиньонов. На N. cinnabarina в мае появляются также небольшие желтоватые слизистые подушечки Sporotrichum hospicida и множество точковидных пикнид Pyrenochaeta mitteriella (рис. 3,*в*).

На некоторых экземплярах были обнаружены изреженные белые мицелии Oospora nectricola и Monosporium meliolicola. Однако из всех обнаруженных на N. cinnabarina весенних видов наиболее активным при экспериментальных проверках оказался Penicillium puberulum, начальные стадии развития которого обнаруживаются осенью. Весной микопаразит быстро разрастается, полностью заполняя пустулу. Хозяин, по-видимому, гибнет.

Весной многие грибы ассоциируют с возбудителем мучнистой росы пшеницы (Oospora pullulans, Cylindrium cordae, Acremonium arxii, Trichoderma album, Penicillium citrinum, Aureobasidium pullulans, Botrytis cinerea). Все они были нами испытаны методом искусственной инокуляции колоний мучнистой росы на листьях озимой пшеницы в полевых условиях. Для сохранения влажности опытные растения группами заключались в стеклянные цилиндры, которые сверху и снизу упаковывались мокрыми ватными тампонами. Эти виды не показали значительной активности.

Изучены также условия перезимовки, весеннего возобновления и биологической активности микопаразитов рода Ampelomyces на разных видах мучнистой росы. Для этого осенью были отмечены делянки с полынью, манжеткой и лапчаткой, на листьях которых имелись колонии мучнистой росы, зараженные в значительной степени ампеломицесом. Часть листьев этих растений отрезали и помещали в чашки Петри, одни из которых хранились при комнатной температуре, а другие – в поле, на высоте 1 м, и на почве под снегом. В этих же условиях (под снегом, на высоте 1 м и в комнате) содержались культуры гриба в пробирках на

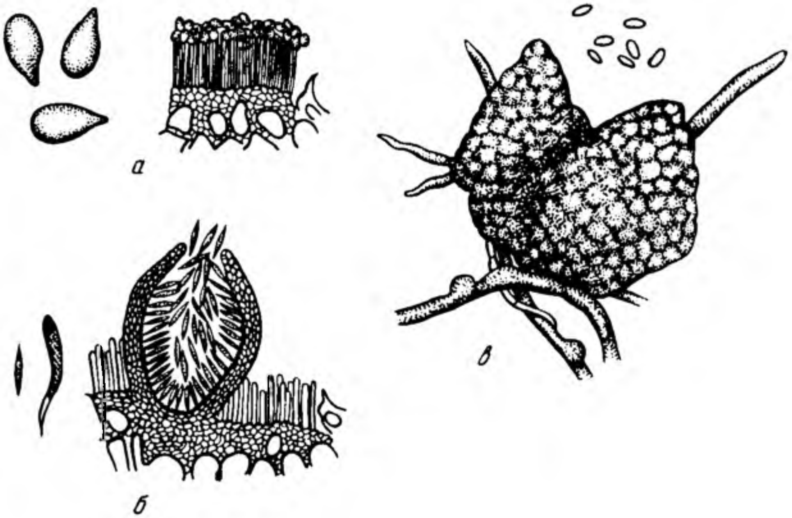


Рис. 3. Tuberculina persicina (*а*) ; *б* – поперечный разрез пикниды Darluca filum, слева сумка и аскоспора [по Sundaram, 1962]; *в* – пикнида Pyrenochaeta mitteriella [по Sahni, 1966]

косяках. После таяния снега (начало апреля) изучали жизнеспособность микопаразита во всех вариантах опыта. Споры грибов в висячих каплях воды (в камерах Ван-Тигема) и на питательных средах были жизнеспособными 30–40%. Повторный анализ в конце мая также показал жизнеспособность спор 10–20%. Культуры гриба на косяках в полевых условиях также сохранились. К этому сроку уже имелись молодые колонии мучнистой росы на растениях, и поэтому можно допустить возможность перехода на них перезимовавшей инфекции ампеломицес. Выяснено также, что количество инфекции на прошлогодних колониях мучнистой росы резко снижается в связи с интенсивным их подавлением сапрофитами в конце апреля и мае. Гиперпаразит появляется в июне на мучнистой росе лапчатки. Затем наблюдается слабое нарастание популяции, а в конце июля и в августе – быстрое распространение на многих мучнисторосяных грибах.

В мае эцидиеподушечки ржавчины на листьях трав повреждаются личинками насекомых, что способствует поселению на них микопаразитных видов родов Cladosporium, Fusarium, Botrytis. Однако все они при экспериментальной проверке не показали большой активности.

В септориозных пятнах пшеницы развивается ряд полусапротрофных грибов. Некоторые из них проявляют микопаразитизм, что было уже отмечено [Dickinson, Skidmore, 1976; Skidmore, Dickinson, 1976]. Наряду с ними обнаружены и микофильные виды. Биологической особенностью возбудителя септориоза являются частая зараженность его мицелия симбиотрофной бактерией (Bacillus sp.). Микроб ведет эндогенный образ жизни как в природных условиях, так и на питательных средах, проявляясь лишь при значительном ухудшении роста гриба.

На красной пятнистости щавеля (Ovularia monosporia) весной обычно развивается Cylindrocarpon obtusisporum. Этот же вид встречается и на ложах антракноза клевера (Aureobasidium caulivorum). В июне на эцидиальных подушечках Puccinia coronata на ломкой крушине в отдельные годы наблюдается массовое распространение Tuberculina persicina, образующей довольно яркие фиолетовые стромы. Перехода микопаразита на близлежащие ткани, как это наблюдали [Bergdahl, French, 1978], не обнаружено. Позже, когда эцидии погибают, микопаразит вместе с хозяином покрывается колониями полусапротрофов. Эцидиеподушечки ржавчины поражаются также слабо специализированными микопаразитами – Cladosporium aecidiicola (темный налет) и Fusarium equiseti (светлые ворсинки). Они разрушают стенки и протоплазму спор хозяина. Если эти микопаразиты поселяются в начале развития ржавчины, тогда эцидиепустулы гибнут полностью (табл. 4). Позже они заселяются видами Fusarium, Acremonium, Macrosporium, Sporotrichum, Echinobotryum и Botrytis.

Ниже приводятся размеры эцидиеподушечек Puccinia coronata (живых и погибших):

	Пустулы из 100 измеренных подряд			
	До 2 мм	2,1–5 мм	5,1–10 мм	Более 10 мм
В зоне слабого развития микопаразитов, %	28	56	7	9
То же сильного развития, %	84	12	4	–

Некоторые из них, особенно Botrytis cinerea, с погибших пустул ржавчины проникают в соседние ткани листа, вызывая их некроз. При раннем поселении B. cinerea некроз тканей листа возникает быстро, что блокирует ржавчину, и ее пустулы гибнут.

Широко распространена в Московской области ржавчина на листьях березы и козьей ивы. На этих видах гиперпаразитов не было обнаружено, даже на деревьях, расположенных рядом с ломкой крушиной, где эцидиепустулы разрушались интенсивно.

На возвышенных местах различные виды ржавчины культурных и диких злаков обычно свободны от гиперпаразитов, а вблизи ручьев, по берегам водоемов и в других сырых местах на них поселяется несколько видов микофильных грибов. На уредоподушечках стеблевой ржавчины овса часто обнаруживается нежный сероватый мицелий, принадлежащий Acremonium arxii, или светло-розоватый – A. alternatum. Второй, очевидно, более активен, вызывая морщинистость уредоспор. Часто внутри их просматриваются гифы гиперпаразита. На уредоподушечках стеблевой ржавчины злаков на пырее в сырых местах развивается Arthrobotrys longispora, гифы которого окутывают кучки уредоспор хозяина, препятствуя их рассеиванию. Пустулы ржавчины смородины к осени обычно заселены колониями Alternaria alternata. В конце августа в пустулах стеблевой и листовой ржавчины на диких злаках обнаруживаются пикниды Darluca filum (рис. 3,*б*). Но после перезимовки они бывают сильно заражены колониями бактерий. На искусственных средах колонии гриба

Таблица 4

Пораженность диких злаков стеблевой ржавчиной и степень развития в их пустулах гиперпаразита Darluca filum

Участок	Средний балл поражения растения ржавчиной	Пустул ржавчины с пикнидами дарлюки, %	
		с единичными	с несколькими
Сухой	4	15	5
Сухой	4	12	2
Сырой	3	3	19
Сырой	4	3	22

расщепляются на значительно отличающиеся клоны. Известно [González, Castellanos, 1978] о накоплении микопаразита на полях без чередования культур.

На стационарах в Московской области были выбраны четыре участка, резко отличающиеся по интенсивности развития ржавчины на еже сборной и видах костра. Два из участков расположены на сухих лесных опушках, а два — в сырых низменных местах. На каждом из участков были срезаны злаки по 200 стеблей подряд и на них учтены поражение стеблевой ржавчиной (по стандартной шкале учета) и подсчитаны пустулы, имеющие пикниды Darluca. Из данных, приводимых в табл. 4, видно, что во влажных условиях гиперпаразит развивается интенсивней. Можно предполагать, что это оказывает влияние на популяцию ржавчины, уходящей в зимовку. Известно, что при наличии гиперпаразита только в 40–60% пустул ржавчины депрессия хозяина достигает 60–80% [Hau, Kranz, 1978].

В августе обычно начинаются эпифитотии фитофторы на картофеле и томатах. Возбудителю сопутствует много видов грибов: Alternaria alternata, Botryoxylon geniculatum, Acremonium alternatum, Cladosporium herbarum, Fusarium oxysporum, Gliocladium album, G. penicilloides, Penicillum tardum, Verticillium vile и V. villosus. Но все они не являются специализированными микопаразитами и для Phytophtroha infestans.

В Московской области клевер сильно поражается возбудителем антракноза Aureobasidium caulivorum, на ложах которого поселяются вторичные грибы. В работе О.Л. Рудакова и К.Д. Титовой [1977] приводятся видовой состав таких грибов и их взаимоотношения как с грибом-хозяином, так и друг с другом.

Результаты исследований показали, что из всех обнаруженных грибов только четыре вида (Sirosperma floridana, Trichoderma koningii, T. lignorum, Trichothecium roseum) проявляют значительную активность по отношению к возбудителю антракноза. Во взаимоотношениях сопутствующих микроорганизмов друг с другом наблюдаются следующие особенности. Виды рода Trichoderma подавляют все другие грибы, кроме видов рода Fusarium, а также Gliocladium virens, Mycosticta cytosporicola, Sclerotium fungorum, Trichothecium roseum.

Trichothecium roseum проявляет активность ко многим видам грибов и при контакте с гифами последних образует аппрессории или проникает внутрь клеток хозяина. Однако T. roseum не активен против видов родов Fusarium, а ряд других видов (Acremonium alternatum, Sepedonium curvisetum, S. mucorinum) ограничивают его рост.

Виды рода Sepedonium сначала развивают на агаре сапрофитные колонии, а затем, входя в контакт с мицелием ряда других грибов, проникают внутрь их гиф и паразитируют эндогенно. Наиболее активно микопаразитизм проявляется при контакте с Botrytis cinerea, Aspergillus niger, Trichothecium roseum, но пораженные им колонии грибов-хозяев растут без значительного угнетения. Наряду с этим внутри гиф Sepedonium mucorinum часто обнаруживается микопаразит второго порядка – Cylindrocarpon stilbophilum. Последний удалось выделить в чистую культуру. Проверка показала, что его микопаразитная вирулентность узко специализирована к представителям рода Sepedonium.

Acremonium alternatum при контакте с гифами других грибов образует на их стенках аппрессории или оплетает их уплотняющимся мицелием. В последнем случае стенки хозяев обычно лизируются.

Все остальные изученные нами виды вторичных грибов на возбудителе антракноза клевера на проявляли ни микопаразитных свойств, ни сапрофитного антагонизма и обычно вытеснялись другими видами сопутствующей микофлоры. Полезными по своим экологическим свойствам, кроме четырех антагонистов возбудителя антракноза клевера, являются также виды грибов Cylindrocarpon stilbophilum, C. obtusisporum, Aureobasidium pullulans, Geomyces pannorum.

Грузия и Черноморское побережье. Микофильных грибов много в зоне Батуми. По всей территории широко распространена Darluca filum на ржавчине кукурузы [Доровская, 1969], но гриб не переходит на ржавчину других растений. Отдельные его пикниды были обнаружены нами только в уредопустулах Puccinia graminis на листьях диких злаков около Кутаиси.

В районе Батумского ботанического сада на ржавчине ежевики (Phragmidium rubi) обнаружены гиперпаразиты Ramularia uredinis, Tuberculina persicina, Cladosporium aecidiicola, Septoria aecidiicola.

В предгорьях Западной Грузии в глубоких затененных оврагах на пустулах многих ржавчинных грибов часто обнаруживается белый паутинистый мицелий Fusarium pucciniophilum. Его гифы сплетают кучки уредоспор, препятствуя их рассеиванию и проникают внутрь клеток, вызывая сморщивание и лизис. Возможно, этот же вид гиперпаразита (Fusarium sp.) обнаружен в Новой Зеландии и Индии [Cunnigham, 1931; Sundaram, 1962] и отмечено значение гриба в подавлении ржавчинных заболеваний. Этот микопаразит был обнаружен нами также на Северном Кавказе и в низовьях Волги, где его особенно много на ржавчине дурнишника. Популяции гриба встречаются и в высокогорном поясе Кавказского хребта (у устья р. Ингури) на эцидиях Puccinia graminis. Но в Молдавии, Крыму, Центральной Европе и Сибири этот микопаразит отсутствует.

Изоляты F. pucciniophilum на средах с агаром развивают слабо спору-

лирующий паутинистый мицелий, а в жидких, встряхиваемых средах, наоборот, наблюдалась интенсивная споруляция. При испытаниях на тест-грибах культуры показали значительную гиперпаразитную и антибиотическую активность, особенно на стеблевой ржавчине пшеницы.

В Батумском ботаническом саду на ржавчине бамбука развиваются колонии Echinobotryum atrum, широко распространенного на ржавчинах и в Центральной России. Но биологическая активность гриба незначительна. В Батумском саду с июня месяца начинают интенсивно развиваться виды рода Ampelomyces, сначала на мучнистой росе бересклета, а затем на многих других видах. Ветви многих древесных пород в саду поражены цитоспорой, в пустулах которой обнаруживаются красные подушечки Fusarium epistromum или розовый бархатистый налет Trichothecium roseum. Трутовики (Fomes, Polyporus) обычно заселены колониями Cladobotryum varium, Verticillium niveum, Botrytis cinerea, Spinellus chalybaeus, Trichoderma lignorum, Fusarium sp.

Обследование центральных и восточных областей Грузии показало, что здесь очень мало микофильных грибов. Только на старых эцидиальных подушечках Puccinia graminis на барбарисе в Кахетии обильно развивается Cladosporium aecidiicola. Бедность микофлоры, по-видимому, связана с сухостью климата. Наоборот, в увлажненном Боржомском ущелье на трутовиках обнаружены Dicranophora fulva, Malbranchea pulchella, Trichoderma lignorum, Fusarium epistromum, Penicillium puberulum и ряд других видов. На мучнисто-росяных грибах здесь интесивно развиваются виды рода Ampelomyces, а на ржавчине – Fusarium pucciniophilum.

Долина р. Арагви бедна микофильными видами. На шляпочных грибах и различных трутовиках обнаружены Acremonium alternatum, Cladosporium herbarum, Penicillium puberulum, Alternaria alternata. В ущелье р. Ингури многие трутовики покрыты колониями видов рода Penicillium, а также Fusarium epistromum. Последний обычно вызывает бурую гниль и сильно деформирует тело хозяина, часто превращая его в кучку слизистой массы. На отдельных экземплярах трутовиков также обнаружены Trichoderma lignorum, Gliocladium viride, Penicillium puberulum. На мучнистой росе полыни и подорожника повсеместно и в значительном количестве встречается Ampelomyces. Отдельные пикниды этого гиперпаразита отмечены также на мучнистой росе люцерны. Ржавчина на разных растениях вполне свободна от гиперпаразитов. Только выше 1500 м на подушечках эцидий Puccinia graminis интенсивно распространены Fusarium pucciniophilum, Acremonium zonatum, Verticillium niveum. В целом Ингурское ущелье не отличается обилием микофильных грибов, как это наблюдалось в районе Батумского сада.

Приморская полоса от Сухими до Адлера относительно бедна микофилами, но Ampelomyces и здесь распространен значительно, а в районе Сочи микопаразитизм встречается чаще, особенно много слабо специализированных видов родов: Sporotrichum, Rhacodium, Mucor, Botrytis, Penicillium, Spinellus.

С е в е р н ы й   К а в к а з. По степени развития микофильных грибов этот район мало отличается от приморской части вблизи Сочи. Но здесь

более интенсивно развиваются виды рода Ampelomyces [Натальина, Харитонова, 1974]; на Albugo candida на щирице часто встречаются виды родов Botrytis и Mucor, на пузырчатой головне кукурузы – Trichothecium roseum и Fusarium bulbigenum, известные и в других районах [Мещерякова, 1958]. Септориозные пятна на листьях сахарной свеклы к осени часто обрастают колониями Cladosporium herabarum, а церкоспорозные пятна – также и нежным светлым мицелием Verticillium cercosporae или буроватым Torula herbarum. Шляпочных грибов и трутовиков в этом районе мало. На некоторых из них обнаружены Acremonium alternatum и Sporotrichum chrysospermum. На ржавчине многих растений в сырых местах встречается Fusarium pucciniophilum. Осенью в уредопустулах стеблевой и бурой ржавчины злаков в незначительной степени обнаруживается Darluca filum.

Низовья Волги. Обследованы территории, прилегающие к Астрахани, вблизи устья Волги, и около Волгограда. На мучнистой росе бахчевых культур встречается Ampelomyces, но не всегда в большом количестве. Много различных микофильных грибов в этом районе сосредоточено на ложах возбудителя антракноза арбуза. Гимений хозяина широкий и на нем хорошо видны вторичные микроорганизмы. Очень часто он бывает покрыт темно-бурыми колониями видов родов Cladosporium, Alternaria, Macrosporium или белыми налётами Oospora candidula, Verticillium capitatum, Fusarium sp. (среди последних также и фитопатогенные формы).

Крым. Обследованы предгорья и приморская полоса в районе г. Феодосия, а также лесные и полевые участки в центральных районах полуострова. Повсеместно отмечены колонии ампеломицес на мучнистой росе горца почечуйного и в незначительной степени яблони, абрикосов, розы. Из трахеомикозных стелей гледичии выделяются виды Rhacodium nidulus, Acremonium verticillatum, Cylindrocarpon peronosporae, Verticillium compactiusculum. На пятнах мильдью винограда изредка обнаруживается розоватый бархатистый мицелий Trichothecium roseum и более часто – темные налеты Sordaria fimicola, Aspergillus niger, Alternaria alternata. На клейстоспориозе и на мучнистой росе абрикосов в центральных районах Крыма часто развивается темный налет Macrosporium sp. На трутовиках паразитируют виды родов Trichoderma, Penicillium, Fusarium и Mucor.

Приведенный перечень микофильных грибов, обнаруженных в Крыму, а также на Северном Кавказе и низовьях Волги, показывает незначительный их состав. Сравнительная бедность ими контрасно выступает при обследовании территории Молдавии.

Молдавия. Наблюдается обилие ампеломицеса на многих мучнисторосяных видах. Отличительной особенностью популяции этих грибов является активность против мучнистой росы сахарной свеклы, в подавлении развития которой, кроме ампеломицеса, по-видимому, имеют значение также и другие виды.

Своеобразный комплекс микопаразитов наблюдается на мучнистой росе дуба. Наиболее активным здесь выступает микопаразитная форма Aureobasidium pullulans, гифы которого, разрастаясь по поверхности мицелия фитопатогена, вызывают его лизис. Колоний мучнистой росы

практически не остается, на их месте заметно множество темных точечных комочков, состоящих из гемм микопаразита, слипшихся с остатками клеток мучнистой росы. Рассматривая такие комочки на листе при 10–30-кратном увеличении, можно ошибочно принять их за пикниды ампеломицеса. Но последний также имеется на мучнистой росе дуба, хотя и незначительно, и, по-видимому, не играет существенной роли. На колониях мучнисторосяных грибов часто развивается Alternaria alternata.

Подушечки монилиоза на плодах косточковых и семечковых пород в Молдавии осенью обычно сильно заселены Penicillium cyaneofulvum. Пятна мильдью винограда почти всегда заселены микофильными видами Sepedonium mucorinum, Trichothecium roseum, Aureobasidium pullulans, Ampelomyces heraclei, Acremonium alternatum, Sporotrichum mycophilum. При их значительном развитии наблюдается депрессия в росте пятен мильдью. Часто такая депрессия сильнее выражена на какой-либо одной стороне пятна, где видно также угнетение спорообразуюещй активности Plasmopara viticola. Сравнительная оценка видового состава микопаразитов, выделенных из мест депрессии мильдью, показала, что вероятное значение в подавлении фитопатогена имеют Ampelomyces heraclei и Trichothecium roseum. Изучение всех микопаразитов на тест-видах и в совместных друг с другом культурах показало, что Sepedonium mucorinum является агрессивным эндогенным паразитом других микофильных грибов и особенно активен в этом отношении против Trichothecium roseum. Трутовики и шляпочные грибы в Молдавии поражаются многими видами из родов Penicillium, Fusarium, Trichoderma, Mucor, Mortierella, Acremonium, Dactylium, Cladobotryum, Diplocladium, Mycogone, Verticillium. Многие из этих видов при экспериментальном изучении показали значительную гиперпаразитную и антибиотическую активность.

К и р г и з и я. Значительно распространены виды ампеломицеса. Однако на мучнистой росе сахарной светлы (в отличие от Молдавии) были найдены лишь отдельные их колонии. Сравнительное изучение морфолого-культуральных форм этого гиперпаразита на мучнистой росе сахарной свеклы в Киргизии и Молдавии показало существенные их различия, что может послужить обоснованием для интродукции активных клонов из Молдавии в Киргизию.

Богатый микробиологический комплекс развивается на кагатной гнили сахарной свеклы. Несколько из этих видов проявляют четкие микофильные свойства – Trichothecium roseum, Trichoderma lignorum, Verticillium vile, Gliocladium roseum. Два первых из них были испытаны Т.Ф. Альховской [1966] на эффективность биологической борьбы с возбудителями кагатной гнили корнеплодов, сохраняемых в траншеях для высадки на семена методом послойного их опрыскивания суспензией спор. Лучшие результаты получены для T. lignorum.

На различных видах ржавчинных грибов в Киргизии встречаются Tuberculina persicina, Darluca filum, Fusarium pucciniophilum, Cladosporium aecidiicola. Последний существенно ограничивает развитие Puccinia persistens на влажных участках поля.

Виноградная лоза, укрытая на зиму почвенным слоем, в Киргизии подвергается зимнему выпреванию, что иногда приводит к полной гибели

Таблица 5

Эффективность применения микофильных грибов для борьбы с зимним выпреванием виноградной лозы [Рудаков, Зуев, 1962]

Вариант	Почки, сохранившиеся полностью, %	Почки запасные, %	Почки, погибшие полностью, %
Контроль (без опрыскивания)	35,4	16,2	48,4
Опрыскивание спорами:			
Trichoderma lignorum	64,6	14,5	20,8
Penicillium puberulum	51,9	16,2	31,8

глазков. В развитии болезни имеют значение возбудитель пятнистого некроза (Rhacodiella vitis), а также различные почвенные микроорганизмы, поселяющиеся в почках лозы под земляным укрытием. Возбудитель пятнистого некроза к весне обычно бывает заселен Trichoderma lignorum и Penicillium puberulum. Эти виды были выделены, размножены на отходах сахарных заводов и использованы для биологической борьбы с зимним выпреванием виноградной лозы. Опрыскивание лозы проведено во время укрытия. Слой земляного укрытия 20–30 см. Весной проведен учет состояния почек после перезимовки. Одновременно проводились анатомический и микробиологический анализы почек (по 500 почек для каждого варианта опыта). Результаты опыта приводятся табл. 5.

Сибирь. Около городов Тюмень и Новосибирск отмечается бедность микопаразитов. Их мало и в районе Иркутска. Но по берегу оз. Байкал обнаружено массовое гниение трутовиков и шляпочных грибов, в основном груздей. Во многих случаях это гниение было связано с ростом Trichoderma lignorum и отчасти видов рода Mucor и Mortierella. Здесь были обнаружены оригинальные случаи биотрофного эндогенного паразитирования T. lignorum в гифах мукоровых грибов. В этом же районе наблюдается массовое эндогенное паразитирование в мукоровых грибах микофильного Fusarium oxysporum var.peckii. Такая особенность биологии микофильных грибов, возможно, определяется экологическими условиями – коротким летом, не обеспечивающим чередование поколений на основном хозяине. Характерным для данного района является значительная вариабельность колоний Trichoderma lignorum на искусственных средах.

Почти все изоляты микофильных грибов при экспериментальной проверке показали значительную гиперпаразитную и антибиотическую активность. В целом видовой состав микофильных грибов и их активность на хозяевах в районе оз. Байкал заметно выше, чем в Западной Сибири. Возможно, это в какой-либо степени связано с климатическими факторами, определяемыми близостью водного бассейна. Тем не менее в Цент-

ральной Сибири, как и в Западной, не было отмечено значительного развития микопаразитов. Не были обнаружены даже такие типичные микофилы, как Dactylium dendroides, Mycogone cervina, Monosporium agaricinum. У изолятов, выделенных в районе Байкала, а также на Дальнем Востоке и Сахалине, обнаружена особенность в строении фиалид. Они значительно вздуты в средней части и имеют согнутые вершины.

Хабаровский и Приморский края. Обследованы окрестности г. Хабаровска, Хехцирский реликтовый лес, приамурские участки и Нанайский заповедный лес в районе пос. Арсеньево. Но в годы обследования была значительная сухость лета, шляпочных грибов и возбудителей болезней растений было мало. Следует отметить, что здесь сравнительно мало и многолетних трутовиков, хотя единичные их экземпляры бывают очень крупных размеров. Все они были слабо заселены микофильными грибами. На черной пятнистости листьев лещины и в пустулах ржавчины элеутероккока обнаружен Acremonium alternatum. На мучнистой росе полыни, розы даурской, подорожника, некоторых видах парковых насаждений много ампеломицеса. Но на ильме низком он отсутствовал. В приамурских таёжных лесах на трутовиках обнаружены различные виды Acremonium, Penicillium, Fusarium, а также Amblyosporium botrytis, Auerobasidium pullulans, Cladosporium epichlois, Cladobotryum varium. В районах около городов Уссурийск и Владивосток мучнисто-росяные грибы поражены видами Ampelomyces, а на люцерне еще и Pharcidia epicymatia и Sporotrichum aeruginosum. На возбудителе пирикуляриоза риса паразитируют Sepedonium curvisetum и Aspergillus virens. Шляпочные грибы часто поражены видами из родов Mucor, Mortierella, Acremonium, Dactylium, Cladobotryum, Cladosporium, Fusarium, Phoma. В целом в Приморском и Хабаровском краях микофильных грибов больше, чем в Сибири, и их состав отличается от Европейской части СССР.

На Сахалине макромицеты интенсивно подавляются микопаразитами Cladobotryum varium и Trichoderma hamatum, а мучнисторосяные грибы – видами Ampelomyces.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ВИДОВ РОДА AMPELOMYCES

Грибы рода Ampelomyces обнаружены во всех климатических зонах и на всех континентах [Sydow, 1926; Peterson, Johanson, 1928; Мурашкинский, Зилинг, 1929; Grove, 1935; Jorstad, 1962; Коваль, 1964; Деева, 1967]. Имеются сведения о слабовыраженной специализации гиперпаразита к видам хозяев [Blumer, 1933; Clare, 1964; Philipp, Crüger, 1979] и даже о сапрофитном периоде развития [Montemartini, 1928]. Но виды хозяев обычно поражены с различной интенсивностью [Пылдмаа, 1966] (табл. 6).

В конце августа развитие популяций Ampelomyces стабилизируется. Сравнительная оценка степени поражения хозяев в разных районах страны в это время показала наличие дифференциации географических популяций (табл. 7).

Таблица 6

Распределение Ampelomyces на мучнисторосяных грибах в Эстонии [Пылдмаа, 1966]

Род	Просмотрено видов	Из них заражено	Просмотрено образцов	Из них заражено
Sphaerotheca	8	2 (25%)	144	31 (21,5%)
Podosphaera	4	–	17	–
Erysiphe	24	19 (78,3%)	367	61 (16,6%)
Microsphaera	12	1 (8,3%)	33	1 (3%)
Uncinula	2	1 (50%)	15	1 (6,7%)
Phyllactinia	1	–	5	–
Leveillula	1	1 (100%)	1	1 (100%)
Oidium	1	1 (100%)	10	1 (10%)

Таблица 7

Встречаемость Ampelomyces на мучнисто-росяных грибах в разных районах*

Хозяин	Степень развития Ampelomyces по районам							
	центр России	низовья Волги	Северный Кавказ	юг Украины	Молдавия	Киргизия	центр Сибири	Дальний Восток
Erysiphe communis:								
на акации		–	–	–	+	+		
" вьюне	–	–	+	+	+++	–	–	+
" горце	–	–	+	+	+	–	–	+
" люцерне	–	–	++	++	++	+	–	+
" свекле	–	–	+	++	+++	+	–	
" щавелях	–	–	++	+	+	+	–	++
Erysiphe cichoracearum:								
на огурцах	–	+	+	+	++	+	–	+
" подорожнике	–	+	++	+	++	+	–	+++
" полынях	+++	++	++	++	+++	+	+	++
Erysiphe graminis	–	–	–	–	–	–	–	–
Microsphaera alphitoides	–	+	–	+	+	–	–	++
Sphaerotheca macularis:								
на манжетке	+++	+	+	++	++	+	+	++
" лапчатке	+++	+	+	++	++	+	–	++
" репейнике	–	–	+	+	++	+	–	–
Sphaerotheca fuliginea:								
на одуванчике	+	–	+	+	++	+	–	++
" тыкве	–	–	+	+	+++	+	–	++
Sphaerotheca pannosa	–	+++	++	++	++	+	–	–
Uncinula clandestina	–	–	–	++	–	–	–	–

* – гиперпаразит отсутствует; + – поражены отдельные экземпляры; ++ – значительно; +++ – поражены почти все экземпляры или значительное их число, но пикнид гиперпаразита очень много.

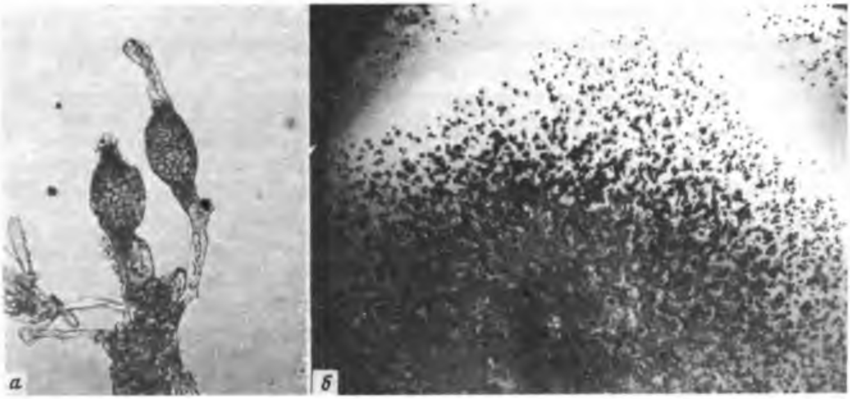


Рис. 4. Ampelomyces artemisiae – пикниды в гифах хозяина (*а*) и колония на питательной среде (*б*) (ориг.)

Выделив колонии гиперпаразита на питательные среды, мы провели искусственное заражение мучнистой росы на огурцах (Erysiphe cichoracearum DC.) и показали различие вирулентных свойств отдельных штаммов [Рудаков, Рудакова, 1970]. Было показано [Mhaskar, Rao, 1974], что на искусственных средах изоляты отличаются по признакам пикнид, спор и мицелия. Наши исследования выполнялись на хозяине и на семи средах, где постоянным компонентом был минеральный комплекс (в %): KH_2PO_4 – 0,2; K_2SO_4 – 0,2; $MgSO_4$ – 0,2; $FeSO_4$ – 0,01; $CuSO_4$ – 0,01; $MnSO_4$ – 0,1. К такой основе добавляли различные источники углерода и азота. Обнаружено, что на разных средах грибы проявляют измен-

Таблица 8

Характер фенотипической изменчивости штамма Ampelomyces polygoni Rudak

Источники углерода и азота, добавленные к минеральному комплексу питательной среды	Колонии гриба
Глюкоза 5% + пептон 1%	Плотные, темные, 0,9 см в поперечнике. Пикнид нет
Глюкоза 5% + NH_4NO_3 5% + кукурузный экстракт 1%	Белые, рыхлые, 0,4 см. Пикнид нет
Сахароза 5% + пептон 1%	Серые, плотные 0,7 см. Пикнид нет
Сахароза 5% + NH_4NO_3 5% + кукурузный экстракт 1%	Светло-коричневые, плотные 1–1,5 см, с хорошо развитыми пикнидами
Крахмал 5% + пептон 1%	Серые плотные, 0,5 см. Пикнид нет
Крахмал 5% + NH_4NO_3 5% + кукурузный экстракт 1%	Белые, плотные, 0,7 см. Пикнид нет
Маннит 5% + пептон 1%	Серые, распростертые, 0,5 см. Пикнид нет

Таблица 9

Морфолого-физиологическая дифференциация изолятов Ampelomyces, выделенных с различных грибов-хозяев

Гриб-хозяин	Тип колонии, на среде Чапека	Вирулентность к Erysiphe cichoracearum f. cucumidis*
Erysiphe communis Fr.		
f. medicaginis	2	–
f. betae	2	–
f. polygonorum	1,2	+
f. robiniae	2	–
f. convolvuli	2	–
f. rumicis	1	+
Erysiphe cichoracearum DC.		
f. cucurbitacearum	1	+
f. menthae	1	+
f. sonchi	1	+
f. artemisiae	1	+
f. artemisiae	1	–
Mcirosphaera alphitoides Griffon et Maubl.	1	–
Sphaerotheca fuliginea Poll.		
f. cucumidis	2	–
f. plantaginis	1,2	–
f. cucurbitacearum	1	–
f. taraxacum	1	–
f. xanthii	1	–
Sphaerotheca macularis Mang.		
f. alchemillae	1	+
f. humuli	1	–
f. potentillae	1	+
Sphaerotheca pannosa Lev.		
f. rosea	1	–
Plasmopara viticola Berl. et de T.	1	+

* + вирулентен; – авирулентен.

чивость, особенно по культуральным признакам и морфологии пикнид (табл. 8). Наоборот, морфология спор относительно стабильна. Изоляты на искусственных средах отличаются друг от друга, но по основным морфолого-культуральным признакам их можно группировать в два типа.

1. Колонии простирающиеся, рыхлые, имеется воздушный мицелий, рост быстрый, период генерации 3–6 суток; пикниды поверхностные, тонкостенные, рассеянные. При нескольких пересевах на искусственных средах резко снижают спорулирующую активность и обрастают пышным воздушным мицелием.

2. Колонии локальные, медленно растущие в виде кожистой сморщивающейся или бугристой пленки; долго не спорулирующие; пикниды полупогруженные, сгруппированные, с более или менее утолщенной оболочкой. Относительно стабильны при пересевах.

Морфолого-физиологическая дифференциация показана в табл. 9. Изоляты с типом I колоний после 10 пересевов на агаре Чапека значительно снизили агрессивность к тест-виду, а имеющие тип II колоний – сохранили. Именно эти клоны целесообразно использовать для практических целей при разработке биологических методов борьбы.

Данные полевых наблюдений и экспериментальных исследований грибов рода Ampelomyces позволили предложить в качестве критериев вида у этих грибов морфологию конидий, специализацию к виду (или роду) гриба-хозяина и морфолого-культуральный тип колоний на искусственной среде [Рудаков, 1979].

МЕТОДЫ СБОРА МИКОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ В ПРИРОДЕ

Не вызывает сомнения микопаразитизм колоний, растущих на трутовиках и нестарых шляпочных грибах, а также на склероциях и крупных стромах. Однако многие микофильные грибы развиваются в пустулах ржавчин, на различных пятнистостях, налетах, ложах, стромах и колониях различных сапрофитов. Выше мы отмечали, что вопрос еще более усложнился, когда Барнет и Лилли [Barnett, Lilly, 1958] сообщили о питании многих микопаразитов без видимого нарушения стенок хозяина. Таким образом, морфологический критерий стал оставлять много неясностей. Для установления гиперпаразитных свойств оказалось необходимым проведение специальных экспериментальных исследований. Такие работы были начаты еще Брефельдом [Brefeld, 1872]. Ему же принадлежит и ряд открытий в области микопаразитизма. Последующие экспериментальные исследования [Barrett, 1912; Raybaund, 1921; Emmons, 1930; Blumer, 1933; Weindling, 1932; Ayers, 1933; Drechsler, 1938, 1963; Владимирская, 1939; Butler, 1957; Barnett, Lilly, 1958; Shigo, 1958; Berry, 1959; Slifkin, 1961, 1963; Darpoux, 1960; Allison, 1967; Рудаков, 1959a, 1971; Лернер, Сидорова, 1977] выявили принципиальные особенности микопаразитизма и уточнили значения отдельных видов. Обнаружение их на колониях фитопатогена теперь уже не вызывает сомнений в том, что мы имеем дело с микофильными грибами. Таким образом, постепенно упрощается начальный процесс анализа природной популяции: для заключения о гиперпаразитизме становится достаточным лишь морфологический критерий.

Материал, излагаемый в данном разделе, основан главным образом на нашем опыте стационарных и маршрутных полевых наблюдений, так как литературных данных, касающихся особенностей полевой визуальной апробации образцов с микофильными грибами, очень мало.

Микофильные грибы, поселяясь на макромицетах, вызывают их гниение или образуют на их поверхности пушистые колонии, пятна, полупогруженные перитеции, пикниды, апотеции. Многие виды развиваются в гимении многолетних трутовиков.

На шляпочных грибах и трутовиках можно обнаружить много микопаразитов, но по внешнему виду они не всегда хорошо отличаются. Поэтому микроскопический анализ собранного материала обязателен.

Представляет некоторую сложность сбор микопаразитов с возбуди-

телей болезней растений. Необходимо выбирать образцы, где возбудители болезней растений имеют ненормальный (патологический) вид, например налеты на пустулах ржавчины или пятнистости с необычной для данного заболевания окраской или конфигурацией. В качестве примера можно привести ржавчину на ломкой крушине. Обычно она имеет светло-желтый цвет и выпуклую форму. Но на некоторых обнаруживаются темно-фиолетовые корстиночки гиперпаразита Tuberculina persicina. В это же время некоторые эцидиальные подушечки остаются недоразвитыми и выглядят в виде коричневеющей точки, окруженной некрозной тканью листа. В последнем случае в тканях растения вокруг ржавчины поселился Botrytis cinerea, создав неблагоприятные условия для ржавчины. Гиперпаразитизма как такового здесь нет.

Виды рода Ampelomyces на колониях мучнисто-росяных грибов можно обнаружить по изменению цвета (темнению) и изреживанию последних, а в лупу видны пикниды паразита, всегда значительно меньшие по размерам, чем клейстокарпии, и более или менее продолговатые. Однако интенсивное потемнение колоний мучнистой росы не всегда показывает наличие Ampelomyces. Это может быть и признаком старечия, или, как на дубе в Молдавии, паразитированием Aureobasidium pullulans. Наконец, на Кавказе мучнистая роса розы открывает путь для проникновения в ткань листа инфекции черной пятнистости. Развитие последней ведет к угнетению мицелия мучнистой росы. Вскоре под ним обнаруживается Marssonina rosae Died. Можно предполагать, что последний, разрушая клетки листа, вытеснил предшественника. При этом, возможно, имелись элементы гиперпаразитизма, но лишь как сопутствующее явление.

Представляет определенную сложность поиск гиперпаразитов на фитопатогенах, у которых мицелий развивается внутри тканей листа. Однако, если, например, анализировать пятна мильдью винограда в условиях Молдавии, то можно заметить, что одни из них интенсивно разросшиеся и округлые, а другие — как бы вытянутые в сторону или очень слабо выраженные. В местах депрессии пятна часто отсутствуют спорангиеносцы мильдью. Выше было отмечено, что здесь имеется несколько гиперпаразитных видов.

Могут быть также случаи, когда просмотр образцов в поле дает, казалось бы, отчетливую картину наличия гиперпаразита, а последующие экспериментальные исследования этого не подтверждают. Так, на поверхности лож возбудителя антракноза арбуза около Астрахани поселяются виды родов Cladosporium и Alternaria. При этом гимений фитопатогена, обычно имеющий желто-красный цвет, бывает полностью обросшим темно-бурым налетом. Гифомицеты были выделены нами в культуры и испытаны. Однако результаты показали, что эти виды не обладают гиперпаразитной активностью. То же можно сказать и о Cladosporium aecidiicola, широко известного микофила на ржавчинах и в отношении которого Кохман [Kochman, 1966] предполагал даже возможность его практического использования. На антракнозе арбуза обнаружены также Oospora candidula и Verticillium capitatum. Эти виды в эксперименте показали четкую гиперпаразитную активность.

При сборе материала в поле обычно бывает утомительно искать внутри пустул ржавчин пикниды Darluca, так как без лупы они не видны. Но если гиперпаразит обнаружен, то сомнений в определении не возникает; его пикниды четко отличаются от уредо- или телейтоспор хозяина.

В южных районах Европейской части СССР на многих ржавчинниках развивается микопаразит Fusarium pucciniophilum. Этот гриб хорошо заметен на пустулах в виде беловатых подушечек. Наблюдения показали, что его мицелий концентрируется только на пустулах, не выходя за их пределы. Но другие виды микопаразитов могут выходить. Например, Хансфорд [Hansford, 1946] сообщил, что многие микофильные пиреномицеты нарастают и на близлежащие ткани растения, но без проявления фитопатогенных свойств. Аналогичные сведения известны и в отношении микопаразитов Colletotrichum gloeosporioides [Arx, Muller, 1954], а также Ramularia coleosporii, R. uredinis, R. rosea [Пылдмаа, 1966].

Предварительное определение наличия микофильных грибов в собираемых в природе образцах значительно облегчает последующую работу с гербарием.

Микроскопическое изучение образцов, так же как и выделение из них микопаразитов, лучше делать в течение 1–2 дней после сбора. Особенно это касается шляпочных грибов. Если этого нельзя сделать, то материал надо хранить в холодильнике. При проведении длительных экспедиций образцы следует гербаризировать подсушиванием в закрытых пакетах в течение 2–4 суток, а затем пересылать в лабораторию, где укладывать в холодильные камеры при режиме +4÷5°. Быстрое подсушивание обеспечивает консервацию грибов, инактивирует рост бактерий, а последующие холодные условия сохраняют виды в жизнеспособном состоянии. Аналогично поступают и с гербариями больных растений.

Известно, что длительная консервация микроорганизмов происходит введением их в жидкий азот (см. раздел "Поддержание коллекционных культур"). Однако опыты с сохранением комплекса видов на природных образцах не дали надежных результатов, так как после хранения в жидком азоте преимущественное развитие в начале роста иногда получали ненужные виды.

ВЫДЕЛЕНИЕ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КУЛЬТУР ГРИБОВ

Методы выделения культур из собранных образцов требуют различного подхода в зависимости от вида гриба. Например, для видов Piptocephalidaceae предложено выращивать хозяина в дрожжевой фазе, которую микопаразит быстро инфицирует. Зараженные клетки легко пересеваются в чистые культуры [Jeffries, Kirk, 1976].

Некоторые гиперпаразиты очень чувствительны к сапрофитной флоре, особенно к бактериям. Для изолирования таких форм приходится манипулировать так, чтобы отсеять отдельные споры. Наоборот, при выделении видов рода Ampelomyces обнаружилось, что отдельно взятые споры этих грибов очень плохо прорастают. Если же гриб посеять в смеси с остатками мицелия мучнистой росы и сопутствующей сапрофитной микрофлорой,

то он, по-видимому, получает какие-то необходимые вещества и растет хорошо. По мере созревания колоний участки мицелия микопаразита переносятся в новые чашки. Вторые и последующие поколения гиперпаразита на искусственных средах растут лучше.

Метод первичного отсева участков мицелия из природных образцов с последующим дифференцирующим рассевом в чистые культуры был испытан нами для многих видов микрофильных грибов и показал удовлетворительные результаты.

Таким образом, в принципе схема работы по получению чистых культур грибов состоит из трех пересевов. Первый посев обычно дает рост нескольких сопутствующих видов. Своевременным отсевом нужных колоний они отделяются от последних. Последующий пересев обычно нужен для убеждения в чистоте культуры. Дифференцирующие отсевы колоний следует делать из участков мицелия вблизи края колонии (но не у кромки). Эту работу лучше проводить, используя для выращивания грибов агаризованную среду Чапека с 1%-ным кукурузным или дрожжевым экстрактом, чем агаризованное сусло, так как на последнем вырастает слишком пышный мицелий.

Получив в чашках Петри вполне чистые культуры, их затем пересевают в пробирки для длительного хранения. Понятно, что для поддержания облигатных микопаразитов необходимо выращивать колонии гриба-хозяина.

Обязательным условием в работе по отбору гиперпаразитов из сопутствующей микофлоры является диагностика и определение вида. Опыт работы показал, что виды обычно соответствуют типовым диагнозам и удовлетворительно определяются по морфологическим признакам. Наоборот, принадлежность к тому или иному хозяину очень часто бывает иной, чем приводится в описаниях. Это связано с тем, что авторы обычно описывали гриб на основании единичных экземпляров. Например, Tuberculina maxima первоначально был известен только на Cronatrium flaccidum. Но Линдау [Lindau, 1908] называет хазяином еще Peridermium strobi. Затем Маилк [Mielke, 1933] обнаруживает этот гриб также и на Uredinopaie mirabilis. Аналогичным образом увеличиваются сведения и о распространенности видов по территориям.

Таким образом, только существенные морфологические отличия собранных экземпляров могут вызывать сомнения в принадлежности к уже известным видам микофильных грибов, но отнюдь не к новым хозяевам или новым территориям обнаружения. Наиболее надежным методом уточнения систематического положения грибов является его экспериментальное изучение.

Микопаразитные свойства. Выполнение экспериментальной проверки микофильных свойств грибов можно осуществлять различными методами, но наибольшую популярность получил метод двойных культур. Он был предложен авторами первых работ по микопаразитизму [Brefeld, 1872; и др.] и существенным образом не изменился до нашего времени. В чашку Петри на агаровую питательную среду производится посев спор предполагаемого гриба-паразита и гриба-хозяина. Образующиеся молодые гифы взаимодействуют двуг с другом, что можно наблюдать при неболь-

шом увеличении микроскопа. Маневрируя условиями выращивания культур, помещая их в разные температурные и световые режимы или меняя состав питательной среды, удается выявить особенности взаимодействия видов.

Метод парных культур при одновременном посеве видов позволяет выявить микопаразитные свойства. Для установления факта расположения микопаразита в клетке хозяина обычно достаточно 400–600-кратное увеличение. Но иногда приходится пользоваться иммерсионной системой. а также различными красителями (метиленовый синий и т.д.). На рис. 1 дается снимок микопаразитной гифы, выполненный с неокрашенным препаратом на микроскопе МБИ-6 при увеличении 600. Установление экзотрофного питания при микроскопировании выявляется менее четко. Для характеристики степени угнетения хозяина нами было предложено [Рудаков, 1971] производить посев микопаразита не на колонию хозяина, а рядом с ним – в виде линии, отходящей под углом (рис. 5). Учет взаимодействия видов состоит из регистрации степени угнетения хозяина, а также препарирования мицелиев в местах совместного роста. Различия хорошо учитываются по четырехбалльной шкале: 0 – отсутствие влияния, 1 – слабовыраженное угнетение, 2 – активное угнетение, 3 – полное уничтожение.

В наших опытах in vitro хозяевами (тест) были фитопатогенные виды Botrytis cinerea Pers., Helminthosporium sativum P.K. et B., Verticillium dahliae Kleb., Fusarium oxysporum Schlecht., Sphaceloma ampelinum de By., Septoria nodorum Berk.

Прорастающие споры микопаразитов оказывают влияние на развитие спор хозяина в широком интервале pH [Albertini et al., 1978]. Мы вносили конидии гиперпаразита в стерильную водопроводную воду и капли суспензии помещали на внутреннюю поверхность крышки Петри. Через 1 час в эти же капли вносили споры гриба-хозяина. Для поддержания влажности в чашки наливается небольшое количество воды. Учет выполняли через сутки методом подсчета проросших спор гриба-хозяина в опыте и контроле. Первый балл активности – 50% гибели спор хозяина, второй – 50–90%, третий – до 100%.

Для изучения взаимодействия со спорами Phytophthora infestans последний выращивали на ломтиках картофеля и молодые зооспорангии помещали в бюксы с водой, где через 1,5 часа уже прорастали споры микофильного гриба, и смесь инкубировалась в условиях 11–12°. Микроскопирование капель из контрольного и опытного вариантов проводили через каждые 5–10 мин.

В опытах in vivo грибами-хозяевами были Puccinia graminis и Phytophthora infestans. Для этого пшеница выращивалась в вазонах и при образовании двух листьев инокулировалась уредоспорами стеблевой ржавчины. На раскрывающиеся пустулы наносили споры микофильного гриба в виде водной суспензии с 0,01%-ным твином-40, для лучшей смачиваемости. Опытные растения содержали во влажных камерах из полиэтиленовой пленки. На 3–6-е сутки пустулы обычно обрастают мицелием микопаразита, что хорошо заметно, а микроскопический анализ уредоспор показывает, что они лизируются и теряют жизнеспособность [Руда-

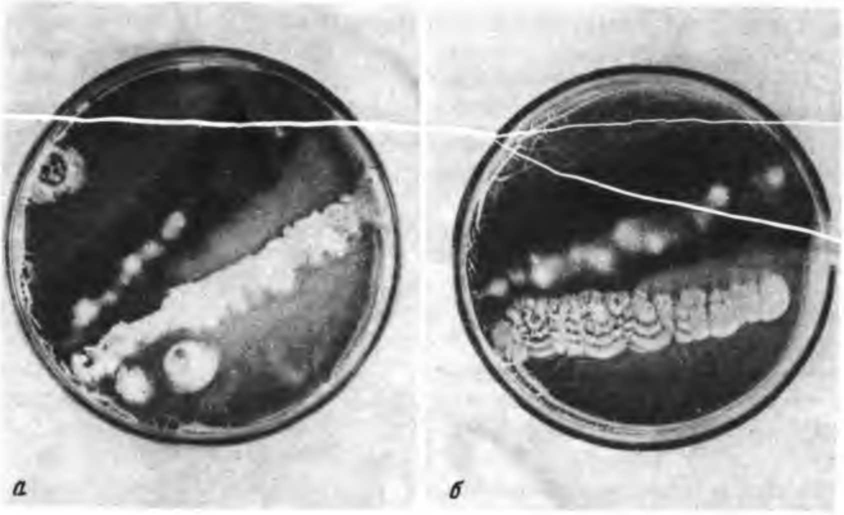


Рис. 5. Парные культуры: белый мицелий микопаразитов распространился на Helminthosporium sativum от места смыкания колоний (ориг.)
а – Calcarisporium arbuscula, *б* – Verticillium psalliotae

ков и др., 1969]. За первый балл активности принимается наличие мицелия микопаразита на отдельных пустулах, за второй – значительное обрастание большинства пустул, за третий – интенсивное развитие колоний микопаразита, сплошь покрывающего пустулы.

Для изучения грибов на Phytophthora infestans готовится суспензия молодых (5–6-суточных) зооспорангиев хозяина и спор микофильного гриба. Такой суспензией инокулируются листья томата и опытные растения устанавливаются во влажные камеры. При развитии фитофторозных пятен в контрольных вариантах устанавливается степень активности микопаразита: первый балл – фитофторозный некроз развивается, но размеры пятен меньше, чем в контроле; второй – фитофтороз депрессируется в виде точечного некроза; третий – отсутствие фитофтороза. Очевидно, что второй балл представляет наибольший интерес в практическом отношении, так как подавляет фитопатоген внутри растения (рис. 6). Во всех исследованиях применялась 10-кратная повторность.

В опытах in vitro наиболее удобным видом гриба-хозяина оказался Botrytis cinerea как по визуальной оценке роста микопаразита, так и по наблюдением за внутриклеточным развитием его гиф (см. рис. 1).

Антибиотическая активность. Бóльшая часть грибов синтезирует вещества, активные в отношении бактерий [Билай, 1961]. Однако микофильные виды экологически связаны с грибной флорой, что определяет противогрибковый спектр действия их антибиотических веществ. У микофильных видов рода Verticillium обнаружены вещества, лизирующие ростовые трубочки ржавчинных грибов [Acha, Leal, 1955]. Широкий спектр антибиотической активности отмечен у Trichoderma lignorum [Wiendling, Emerson, 1936; Brian, 1944], в также видов рода Gliocladium

Рис. 6. Влияние микофильных грибов на Phytophthora infestans (ориг.)
а – фитофтороз томатов (контроль) ; *б* – в центре и справа микропаразит ограничил развитие болезни на уровне точечного некроза; *в* – фитофтороз картофеля справа – микропаразит ограничил развитие болезни

[Рудаков, 1970; Муромцев и др., 1971], видов рода Fusarium [Gauman, Dodge, 1947; Gnerillot et al., 1950], видов родов Hypomyces, Monosporium и Mycogone [Жлоба и др., 1980] и ряда других видов [Яковлева, 1968].

Наши исследования показали, что антибиотическая активность наиболее значительна среди микофильных видов, относящихся к физиологическим подгруппам бионекротрофов [Рудаков, 1978].

Изучение антибиотической активности микофильных грибов нами выполнено по известной методике [Loo, Skell, 1945; Егоров, 1957; Муромцев и др., 1969]. Грибы выращивались на жидких средах в колбах при постоянном встряхивании. Через семь суток роста мицелий отцеживался черех капрон и взвешивался. Экстрагирование антибиотиков проводилось спиртом или ацетоном, которые добавляли к мицелию (4:1), который затем растирали в ступке. Гомогенат настаивали в холодильнике 10 час. Затем в экстракте смачивали диски из фильтровальной бумаги, которые после подсушивания клали на газон со спорами грибов тест-видов Helminthosporium sativum, Verticillium dahliae, Endomyces reessii. Таким же образом испытывалась и культуральная жидкость. Активность

учитывали через 2–4 суток замером зоны вокруг диска. Результаты приводятся в Приложении.

Чувствительность к фунгицидам. Микофильные грибы являются естественными врагами возбудителей болезней растений. Применение фунгицидов нарушает естественные связи в природе. Однако разные виды микопаразитов неодинаково реагируют на фунгициды [Mollison, 1953; Darley, Wilbur, 1954; Рудаков и др., 1969; Рудаков, Титова, 1977; Tabata, Kondo, 1976, 1977]. Это определило возможность выбора форм и доз химикатов, оказывающих положительное влияние на микрокомплексы.

Метод изучения реакции микофильных грибов на фунгициды заключается в следующем. Споры вносятся в теплый агар Чапека. Агар разливается в чашки Петри и на застывшую его поверхность раскладываются бумажные диски, предвариетльно смоченные в разных концентрациях фунгицидов. В наших исследованиях были взяты цинеб, манеб, морестан и хлорокись меди в концентрациях 10; 25; 50; 100; 125; 250; 500; 750 мг/л.

Реакция грибов на фунгициды учитывалась по величине незаросшей зоны вокруг диска. Концентрации растворов фунгицидов устанавливались на основании предварительной проверки их активности против фитопатогенных грибов. Такая проверка показала, что концентрация до 10 мг/л (по чистому цинебу, манебу и морестану) не влияет на грибы, а 250 мг/л угнетают почти все виды. Токсичность хлорокиси меди значительно слабее и обнаруживалась только с 100 мг/л. Из данных, приведенных в табл. 9, видно, что грибы различаются не только по начальной реакции на химикат, но и по нарастанию чувствительности при повышении концентрации. Чтобы учесть эти стороны различия, была использована формула $S = \frac{Rm}{Kn} \times 100$, где S – показатель (индекс) чувствительности; Rm – величина зоны вокруг диска в вариантах с максимальной концентрацией химиката; Kn – концентрация химиката, при которой стал заметен эффект; 100 – вспомогательный коэффициент. Тогда, например, показатель чувствительности Botrytis cinerea к манебу равен 4, к морестану – 1,6, к хлорокиси меди – 0. Для Helminthosporium sativum – соответственно 10; 1,6; 0, а для Gliocladium viride – 20; 50; 5. Результаты исследований приведены в табл. 10 и в Приложении.

Проведено также изучение грибов, поселяющихся в ложах антракноза клевера, их взаимоотношения друг с другом и чувствительности к фунгицидам, используемым в сельском хозяйстве для защиты растений от антракноза. Полученные результаты опубликованы [Рудаков, Титова, 1977]. Показано, что спектры активности хлорокиси меди, гранозана и цирама неблагоприятно влияют на микофлору, сопутствующую в природе возбудителю антракноза клевера. ТМТД подавляет многие виды, но не действует на полезный вид Trichothecium roseum. Цинеб подавляет многие виды, но не действует на Trichoderma lignorum и Trichothecium roseum, а ряд других видов подавляет только в высоких концентрациях.

Этот фунгицид в невысоких концентрациях, по-видимому, может усиливать полезные природные процессы.

Одним из общих выводов, который можно сделать на основании

Таблица 10

Реакция фитопатогенных и сапрофитных грибов на фунгициды

Вид гриба	Размер зоны (в мм) вокруг дисков с фунгицидами			
	манеб, мг/л			
	10	25	50	250
Alternaria alternata			1	2
Ascochyta pisi				2
Botrytis cinerea				5
Chaetomium cochioides				1
Cladosporium fulvum	1	1	2	4
Endomyces reessii			1	3
Fusarium nivale				1
F.oxysporum				1
F.sporotrichiella		1	1	3
Gliocladium viride		1	1	5
Sphaceloma ampelinum			1	2
Helminthosporium sativum			1	5
Alternaria solani				2
Rhizopus nigricans				1
Verticillium dahliae			1	3

всех данных, — это сравнительная устойчивость к фунгицидам микофильных видов из родов Acremonium, Chaetomium, Cladosporium, Fusarium, Macrosporium, Melanospora, Pharcidia, Rosellinia, Penicillium, Sporotrichum, Trichoderma, Verticillium и сравнительная чувствительность видов из родов Ampelomyces, Botryoxylon, Calcarisporium, Dactylium, Darluca, Thamnidium (=Dicranofora), Gliocladium, Mucor, Mortierella, Mycogone, Sepedonium.

Таким образом, чувствительность к фунгицидам чаще наблюдается среди активных микопаразитов. Это, по-видимому, определяется общими эволюционными закономерностями — ослаблением защитных свойств организмов в процессе специализации их паразитных свойств [Курсанов, 1940].

Микофильные грибы различно реагируют на разные формы фунгицидов. Однако в целом цинеб и морестан оказались более токсичными.

Ферментативная активность. Экологические связи микофильных грибов предполагают наличие у их видов специфических ферментов, разрушающих клеточные стенки дрожжей, что может быть использовано в микробиологической промышленности, а также протеазной активности и способности трансформировать молекулы промышленных форм антибиотиков, лизис ростовых трубок уредоспор ржавчинных грибов видами рода Verticillium, что может быть использовано для биологической борьбы [Acha et al., 1955].

Лизис клеточных стенок дрожжей. Известно, что в лизисе клеточных стенок участвует много ферментов (протеазы, глюконазы, липазы, хитиназы, фосфоманназы и др.), осуществляющих разрушение соответствую-

	Размер зоны (в мм) вокруг дисков с фунгицидами							
	морестан, мг/л				хлорокись меди, мг/л			
	10	25	50	250	10	25	50	250
				1			1	1
				2				
				2				
		1	1	2				
				2				
				1				
				2				
	2	3	3	5	2	2	3	5
				1				
				2				
				2				1
	1	1	3	6			1	1
				2				

щих субстратов в дрожжевой стенке. Каждый из них или весь комплекс в целом может иметь видовые различия. Показано, что ферменты Rhizopus sp., лизирующие стенки дрожжей, способны вызывать гидролиз многих моно- и полисахаридов [Nagasaki et al., 1973]. Такие же ферменты имеют виды рода Fusarium [Jones, Webley, 1967], а также другие виды грибов [Жлоба и др., 1980] и различные виды бактерий [Furuya, Ikeda, 1960; Tanaka, Phaff, 1965; Blechschmidt, Tröger, 1974]. Для поиска продуцентов специфических ферментов микроорганизмы выращивались на твердых или жидких средах, содержащих в качестве источника углерода автоклавированные дрожжи, автолизат пекарских дрожжей (AWY) или очищенные стенки дрожжей. Активность культур учитывается по степени их роста или анализом дрожжевых клеток в обычном или фазово-контрастном микроскопе, где просматривается утончение оболочки клеток дрожжей, их разрыв и выход содержимого наружу. Предложено [Tanaka, Phaff, 1965] раскладывать частицы почвы на агаризованные среды с дрожжами и по образованию зоны просветления вокруг посева изыскивать виды микроорганизмов, обладающих лизирующей активностью. Затем изоляты выращивают отдельно и культурную жидкость вносят в лунки на поверхности агара, содержащего очищенные стенки дрожжей, соответственно методу, предложенному Дайнгла с соавт. [Dingle et al., 1953]. После инкубации измеряют зону просветления среды вокруг лунки.

Очистка клеточных стенок дрожжей выполняется следующим методом. Берутся разные пропорции дрожжей и воды, добавляется толуол (2%) и суспензия инкубируется трое суток при 55°. Затем смесь центри-

фугируется, промывается дистиллированной водой и вновь центрифугируется до состояния, пока прекратится всплывание легких фракций. Полученная таким образом клеточная паста может стерильно храниться или быть лиофилизирована.

Изучение ферментов, разрушающих клеточные стенки дрожжей, выполняется различными методами. Танака и Фаф [Tanaka, Phaff, 1965] очищали культуральную жидкость центрифугированием или фильтрами и вносили в водную суспензию клеточных стенок дрожжей с фосфатным (или HCl) буфером до pH 6,5. После 3–4 суток инкубации при 30° опытные и контрольные суспензии изучают на фотоколориметре с красным фильтром № 62. Наибольшую активность ферментов авторы наблюдали при начальной концентрации клеточных стенок 1% и снижение активности как при повышении концентрации до 2%, так и при снижении ее от 0,25%.

Шкляр и Шукан [1976], Шкляр [1977] для учета активности дрожжелитических ферментов предложили следующий метод. Микроорганизм выращивается в жидкой среде с дрожжами. Затем культуральная жидкость отделяется центрифугированием при 300 об/мин в течение 15 мин, вносится в суспензию с дрожжами (2:1) и 0,5 трис-буфера, смесь инкубируется при 40° и анализируется на фотоколориметре при длине волны около 500 ммк. При этом исходная оптическая плотность реакционной смеси рекомендуется 0,7–0,8. За единицу активности ферментного раствора принят лизис дрожжей на 1% за 1 ч инкубации. Величину активности предложено вычислять по формуле $\frac{E_0 - E}{E_0} \cdot 100$, где E_0 и E – оптическая плотность реакционной смеси до и после инкубации соответственно.

Авторы изучили активность Actinomyces cineraceus и показали, что его активность в отношении различных видов дрожжей была от 12 до 62 единиц. При этом клетки Saccharomyces cerevisiae и Candida tropicalis занимали среднюю степень устойчивости (32–35 единиц).

Для изучения активности разрушения клеточных стенок дрожжей микофильными грибами нами выполнен первичный отбор активных видов и последующее их изучение. Все культуры были посеяны на среду Чапека без сахарозы, вместо которой включено 4% пасты очищенных стенок дрожжей. После семи суток роста проводили измерение диаметра колоний в опыте и контроле (на полной среде Чапека), а также относительную плотность мицелиев, споруляцию и величину зоны лизиса стенок дрожжей вокруг колоний по методу [Tanaka, Phaff, 1965]. Наблюдения показали, что наиболее резко культуры отличаются по показателям плотности мицелиев и зоне лизиса.

Участок субстрата в зоне роста колоний препарировался и изучался под микроскопом. Предварительно было установлено [Мочалкин, Рудаков, 1971], что стенки клеток грибов имеют определенную упаковку молекул и это приводит к некоторому повороту луча света. В поляризованном свете достигается некоторое контрастирование стенок дрожжей, хотя и слабее, чем у ряда других, ранее изученных нами грибов.

Микроскопический анализ позволяет дифференцировать культуры по их активности лизировать стенки дрожжей, но обычно эти данные не

отличались от полученных при визуальной оценке плотности мицелия и наличия зоны лизиса.

Все культуры микофильных грибов, показавших значительную активность при первичном отборе, были изучены затем по описанной выше методике [Шкляр, Шукан, 1976].

Результаты проверки культур на их способность разрушать стенки дрожжей приведены в Приложении. Из этих данных видно, что многие микофильные грибы имеют значительную активность.

Активные виды относятся к разным систематическим, экологическим и физиологическим группам. Одни из них биотрофы, другие некротрофы или полусапротрофы. Они значительно отличаются по антибиотической и протеолитической активности. Все это показывает, что лизис оболочек грибов-хозяев микофильными видами, по-видимому, не связан с другими сторонами эволюции микопаразитизма.

Протеолитическая активность. Отбор штаммов-продуцентов протеолитических ферментов обычно проводится по выявлению их способности разжижать желатину, пептонизировать молоко, давать зоны гемолиза на кровяном агаре, зоны гидролиза на молочном агаре. Протеолитические ферменты микроорганизмов легко разрушают эмульсионный слой фотопленки и по скорости обесцвечивания ее можно судить об активности штамма. Для этой цели предложено [Minor, Piechand, 1963; Басараб, Билай, 1974] погружать в культуру микроорганизма кусочки фотопленки, предварительно засвеченной, проявленной и зафиксированной. При этом выращивание микроорганизма проводят при оптимальных температурах, а гидролиз фотоэмульсии – при 30°. Басараб и Билай [1974] показали, что биосинтез протеаз грибами увеличивается на глюкозо-пептонной или желатино-пептонной среде.

В соответствии с описанной методикой мы провели выращивание микофильных грибов на измененной среде Чапека, где сахароза была заменена смесью 5% глюкозы + 1% пептона. Через три дня роста в слой агара под колонией гриба вставлялся кусочек фотопленки, предварительно засвеченной, проявленной и зафиксированной. Наблюдение за опытными культурами показало, что гидролиз эмульсии некоторыми видами грибов начинался через 10–12 час, а через 2–3 суток пленка полностью обесцвечивалась. Другими видами гидролиз осуществлялся медленней и не полностью. Наконец, ряд видов вообще не проявлял это свойство (см. Приложение).

Ацилазная активность. Для получения антибиотиков с новыми свойствами в последние годы широко используется модификация молекул пенициллина путем ферментативного гидролиза.

Ферментативный гидролиз антибиотиков отличается возможностью катализа обратной реакции, приводящей к синтезу новых форм антибиотиков. Ряд авторов считают, что модификация известных антибиотиков с помощью микроорганизмов является самым перспективным методом получения новых их форм в ближайшее десятилетие [Скрябин, Головлева, 1976].

Фермент, осуществляющий гидролиз пептидной связи пенициллинов, получил несколько названий – пенициллинамидаза, пенициллинацилаза,

ацилтрансфераза, пенициллиндеацилаза, ацилаза и др. Он обнаружен у грибов и бактерий. Причем ацилазы грибов отличаются тем, что гидролизуют феноксиметилпенициллин быстрее, чем бензилпенициллин. Ацилазная активность обнаружена у ряда грибов [Скрябин, Головлева, 1976]. Среди них микофильные виды не отмечены. Однако в природе именно эта группа микроорганизмов осуществляет разрушение организмов, способных синтезировать пенициллин, имея с последними тесные экологические связи.

Наши исследования показали [Рудаков и др., 1978], что ацилазная активность наиболее значительна среди видов, которые по микропаразитным свойствам относятся к физиологическим группам бионекротрофов.

Для изучения ацилазной активности микофильные грибы выращивали на жидкой среде Чапека с добавлением 1% кукурузного экстракта при температуре 22° в течение 7 суток при постоянном встряхивании.

Культуральные жидкости далее проверяли на способность гидролизовать различные пенициллины (бензилпенициллин, феноксиметилпенициллин, ампициллин) с образованием 6-АПК, которую количественно определяли.

Определение активности пенициллинацилазы в культуральных жидкостях микофильных грибов было выполнено по методу, разработанному для бактериальных культур [Юдина и др., 1967] и очищенных препаратов фермента [Ныс и др., 1973].

Для проведения ферментативного гидролиза пенициллинов к 4 мл культуральной жидкости (источник фермента) добавляли 1 мл 0,5 М трис-HCl-буфера pH 7,6–7,8 и 1 мл водного раствора субстрата (до конечной концентрации бензилпенициллина и феноксиметилпенициллина в инкубационной смеси 0,016 моль/мл и ампициллина – 0,008 моль/мл). Смесь инкубировали в водяном термостате при 42° в течение 30 мин, после чего реакцию останавливали добавлением 0,1 мл концентрированной ортофосфорной кислоты. Далее смесь охлаждали до комнатной температуры, фильтровали через плотный фильтр для отделения мицелия и получали фильтрат А.

В качестве контроля служила смесь, содержащая 0,1 мл концентрированной H_3PO_4, 4 мл культуральной жидкости, к которой добавляли 1 мл вышеуказанного буферного раствора и 1 мл раствора пенициллина. Контрольную смесь инкубировали одновременно с опытной и далее освобождали ее от мицелия, получали фильтрат Б.

В фильтратах А и Б определяли содержание 6-АПК по методу Сватека [Svátek, 1965] в модификации Ныс с соавт. [1973], причем фильтрат Б играл роль фона.

Для определения 6-АПК к 1 мл фильтрата приливали 5 мл 20%-ного этанольного раствора уксусной кислоты и 1 мл свежеприготовленного 1%-ного этанольного раствора – диметиламинобензальдегида (п-ДМАБА) и выдерживали полученную смесь для развития окраски в течение 20 мин при комнатной температуре. Оптическую плотность ($Д_к$) раствора измеряли на спектрофотометре при 410 нм и толщине слоя 1 см против фона, которым служила смесь, содержащая 1 мл фильтрата Б и соответствую-

щие реактивы. В случае необходимости перед измерением оптической плотности растворы фильтровали или центрифугировали.

Построение калибровочной кривой и определение коэффициента для расчета образовавшейся 6-АПК проводили так, как описано в работе Ныс с соавт. [1973].

Расчет коэффициента (K) производили по формуле

$$K = \frac{C}{Д_К \cdot 216} \text{ мкмоль/мл},$$

где $Д_К$ – оптическая плотность анализируемого раствора; C – концентрация 6-АПК в мкг/мл; 216 – мкмоль 6-АПК (в мкг).

Расчет ферментативной активности пенициллиназы ($Ф$) производили по формуле

$$Ф = \frac{K \cdot Д_К \cdot 2 \cdot 6{,}1}{4} \text{ мкмоль/мл/час},$$

где K – калибровочный коэффициент; $Д_К$ – оптическая плотность анализируемого раствора, определенная при λ = 410 нм при замере против фона; 2 – коэффицент, позволяющий рассчитать количество 6-АПК, освобождающейся ферментом в течение 1 часа; 6,1 – общий объем инкубационной смеси в мл (с учетом добавления ортофосфорной кислоты); 4 – объем культуральной жидкости, взятой на инкубацию в мл.

Таким образом, активность ацилазы выражали в мкмолях 6-АПК, образовавшейся в результате ферментативной реакции. За единицу активности ацилазы приняли количество фермента, которое в данных условиях определения образует при гидролизе пенициллина 1 мкмоль 6-АПК за 1 час.

Из результатов исследований, приведенных в Приложении, видно, что ацилазная активность видов микофильных грибов существенно отличалась по своему действию на различные пенициллины.

В отличие от бактерий, образующих в основном ацилазу, специфичную к бензилпенициллину и реже – к ампициллину, а также различных грибов и актиномицетов, образующих ацилазу феноксиметилпенициллинового типа, микофильные грибы характеризуются большим разнообразием ацилаз, что делает эту группу микроорганизмов перспективной.

ПОДДЕРЖАНИЕ КОЛЛЕКЦИОННЫХ КУЛЬТУР

Поддержание коллекционных культур микроорганизмов сопряжено с рядом биологических и технических проблем. Сложность их определяется уровнем требований к сохраняемой культуре. Наиболее простая задача – это поддерживать штамм в жизнеспособном состоянии, более сложно – его физиологическую активность. Еще труднее преодолеть изменчивость культур по ряду признаков. Наконец, пока не представляется возможным сохранить в одной культуре все характерные для вида свойства природной популяции.

Изменчивость грибов обычно проявляется непосредственно при выделении изолята из природы. Джонсон [Johonson, 1952] обратил внимание, что колонии Septoria avenae, будучи достаточно однородными на растениях, на искусственных средах распадаются на колонии двух типов – мицелиальный и пикнидиальный – с большой вариабельностью каждого по многим признакам. В последующем это явление было показано для многих грибов. Варианты легко клонируются и уже в 6–10-м поколениях можно получить относительно стабильные линии [Рудаков, 1972; Рудаков, Лепихова, 1974]. При этом линии часто настолько отличаются друг от друга, что без учета их родственного происхождения можно ошибочно принять за различные виды, что имеет место в работах отдельных авторов [Chaves, Silva, 1957].

Нет необходимости доказывать, что пересев культур в коллекциях может стать непланируемым клонированием штаммов. Избежать этот недостаток практически невозможно. В результате культуры одного и того же вида в разных коллекциях обретают значительные отличия. Степень такой изменчивости была изучена нами в отношении нескольких видов.

1. Verticillium psalliotae Treschow. На природных субстратах образует тонкий светлый мицелий. Конидиеносцы прямостоячие, вильчато-разветвленные, 17–35 X 1,5–2 мкм. Фиалиды клиновидные. Конидии обычно сарциновидные, с заостренными концами, 3–5 X 2–3 мкм.

Штамм V.psalliotae 345.37, полученный из CBS. Колонии с рыхлыми белыми подушечками. Конидиеносцы простые, 20–25 X 1,5–2,5 мкм, иногда также в виде коротких стерженьков, 10–12 X 1–1,5 мкм. Споры 2–8 X 1,5–2,5 мкм.

Штамм V.psalliotae, CBS 154.61. Колонии простирающиеся, светло-желтые. Конидиеносцами служат пальцевидные клетки или нитевидные, приподнимающиемя веточки гиф. Споры широкоэллиптические, овальные, сарциновидные, 4–9 X 2,5–4 мкм.

Штамм V.psalliotae, CBS 154.70. Колонии паутинистые, светло-бурые. Конидиеносцы 10–15 X 1–1,5 мкм, простые, одиночные или вееровидно собраны вокруг гифы. Споры почти ладьевидные, 4–7 X 1,5–2 мкм.

Штамм V.psalliotae, ВКМ MF 253. Колонии похожи на CBS 345.37.

Штамм V.psalliotae, ВКМ MF 511. Колонии в центре приподнятые, ворсистые, периферия стелющаяся, сероватая, с зеленым оттенком. Конидиеносцы мутовчатые, 35–20 X 1,5–2 мкм. Споры эллиптические и сарциновидные, 4–7 X 2–2,5 мкм.

2. Aureobasidium pullulans на природных субстратах образует плесневидные слизистые, сначала буроватые, затем темнеющие колонии. Конидии возникают на маленьких рубчиках по бокам гиф и на вершинах коротких боковых веточек. На искусственных средах образует следующие типы колоний: морщинистые черные; морщинистые светлые; гладкие черные; гладкие светлые; дрожжевидные красные; дрожжевидные светлые; паутинистые белые [Левитин, Федорова, 1972]. Наши наблюдения подтверждают описанную авторами вариабельность. Каждая из форм имеет и отличающиеся конидии, гифы и степень их

распада на геммы. При клонировании отличительные признаки стабилизируются. Это вызывает трудности диагностики культур. Дело в том, что только темные клоны вполне соответствуют формальному роду Aureobasidium, а светлые можно относить к роду Sporotrichum.

Расщепление природной популяции гриба на искусственных средах – это первое проявление изменчивости вида. Дальнейшая работа по поддержанию коллекционной культуры включает ряд технологических приемов, которые способствуют процессу изменчивости.

В основе консервации микроорганизмов лежит введение организмов в состояние анабиоза, перед которым имеется обширная зона промежуточных состояний, часто именуемая мезабиозом, или преданабиозом. Для хранения грибов используется как мезабиоз, так и полный анабиоз. Соответственно различаются и методы консервации, каждый из которых воздействует на живые клетки, затрагивая разные уровни (структуры) организации жизни. Очевидно также, что реакция организмов должна иметь в своей основе обычные механизмы биологической адаптации видов к выживанию в экстремальных условиях.

Восстанавливая жизнедеятельность микроорганизма после определенного срока хранения, мы даем возможность развиваться в течение полной генерации в обычных или даже улучшенных условиях, а затем подвергаем колонию вновь экстремальным воздействиям методами консервации. При этом делаем отсев отдельных спор, внося в процесс элемент независимой выборки генетического материала. Если принять правило Добжанского [Dobzhansky, Pavlovsky, 1957] для генетики замкнутых популяций, то следует ожидать, что в коллекционной культуре в процессе ряда самооплодотворений должны исчезать промежуточные морфолого-физиологические признаки и, наоборот, доминировать фенотипические пики, что неминуемо ведет к расхождению признаков в поколении. Таким образом, создается противоречие: консервируя микроорганизмы для целей его сохранения, мы одновременно ставим его в условия, способствующие изменчивости. Практическая значимость этого вполне существенна.

Старые классификационные схемы грибов были созданы на сравнении гербарных образцов, соответственно в теории преобладали понятия монотипных стабильных видов. Работа первых коллекций культур отражала эти представления: считалось, что достаточно получить чистую культуру и поддерживать ее в жизнеспособном состоянии методом последовательных пересевов. Казалось, наука получила надежный метод. Эталоны видов можно было размножать и сравнивать с образцами, выделяемыми из природы. Наличие живой культуры позволило также расширить изучение организмов в онтогенезе. Однако наряду с преимуществами обнаружились и существенные недостатки метода чистых культур. Значительная изменчивость коллекционных культур вызвала сомнения в достоверности видового эталона. Систематизация природных образцов грибов на основе их тождества с вариациями коллекционных культур неминуемо ведет к системе фенов, а не действительных видов в природе. Эта проблема недавно подробно обсуждалась [Sneath, 1976, 1977]. Выход из трудного положения автор предлагает искать в увеличении числа штам-

мов каждой таксономической единицы (до 25). Вполне можно согласиться, что одиночные штаммы не отражают габитуса вида. Однако и 25 штаммов могут не иметь значения, если их взять без предварительного изучения генетической структуры популяции и если не предупредить их изменчивость в коллекции. Наш опыт изучения внутривидовой морфолого-физиологической дифференциации грибов (Ascochyta pisi Lib., A.pinodes Jones, Aureobasidium (=Kabatiella) caulivorum W.B.Cke) это вполне подтверждает. Методом моноспорового разложения природной популяции было получено девять относительно стабильных клонов видов Ascochyta и четыре – Auerobasidium [Рудаков, Лепихова, 1974].

Несмотря на очевидность возможных ошибок при использовании старых коллекционных культур в качестве эталона, современная микология расширяет масштабы их использования и этим ставит перед коллекциями проблему борьбы за стабилизацию свойств культуры.

Наиболее старым, но до настоящего времени широко используемым методом поддержания коллекционных культур грибов остается выращивание на косом агаре в пробирках, а затем хранение при температуре 3–4°. Обычный срок пересева 1–3 раза в год (в зависимости от вида). Рэпер и Том [Raper, Thom, 1949] подвели итоги многолетнего использования этого метода и сообщили о существенных изменениях важных морфологических и физиологических свойств культур. Это было отмечено Сеймансом [Simmons, 1963] и многими другими. Но обнаружилось, что не все культуры одинаково изменчивы.

Одним из первых направлений поиска методов борьбы с вариабельностью культур был подбор состава питательных сред. На этом пути достигнуты некоторые результаты и показано, что среды с большим содержанием легкоусвояемых сахаров способствуют проявлению изменчивости. Для хранения грибов предложены крахмальные и целлюлозные среды, а также кусочки стеблей, морковный агар, сенной агар и т.п. [Dade, 1960; Simmons, 1963]. Показано также, что изменчивость несколько снижается, если брать для пересева не мицелий, а споры, причем с края колонии [Thom, 1954]. Однако достигнутые успехи не изменили общего положения. Неожиданностью оказалось, что бесполые грибы в коллекциях показали себя даже более изменчивыми, чем виды с функционирующим половым процессом.

Мы провели сравнительную оценку изменчивости грибов при разных методах консервации. Начиная с 1966 г. проводилось изучение морфолого-культуральных признаков грибов, выделенных непосредственно из природы, и этих же изолятов после различного срока поддержания на стандартной среде Чапека с агаром. Установлено, что часть видов сохранила основные диагностические признаки. Представители родов Mucor, Thamnidium, Rhizopus, Mortierella, Spinellus сохранили признаки формы и размеров столонов, ризоидов, столбика, спор, а также тип ветвления спороносца и растворимость оболочки спорангия в воде. У них изменились в основном культуральные признаки. Мало изменились также представители некоторых аскомицетов – Sordaria, Melanospora, Chaetomium, Rosellinia, Pharcidia, Physalospora. Толщина стенок сумок, наличие щетинок, форма устьица, септированность спор оказались стабильными. Из-

менялись конфигурация перитециев, степень погруженности плодового тела в субстрат.

Однако бóльшая часть изученных грибов в коллекции претерпела ряд существенных изменений. Например, Darluca filum стал образовывать, кроме обычных двуклеточных спор, также и 1–3-клеточные. У видов рода Ampelomyces образуются пикниды с устьицем. У Oospora candidula вместо обычного плесневидного мицелия появились бархатистые колонии, а спорулирующие веточки гиф приобрели форму фиалид и продуцируют эллиптические споры, хотя в воде вся эта структура и распадается на обычные для вида артроспоры. Acremonium hansfordii в первых изолятах из природы имел простые фиалиды с кучкой спор на вершине. В поколениях дал ветвистые конидиеносцы с мутовчато собранными фиалидами, как у видов рода Verticillium. Деформации подвержены коремии грибов. В значительной степени утрачиваются склероции. Утончаются или почти исчезают стенки пикнид у некоторых видов. Наоборот, иногда образуются уплотненные стромы. Подобные сведения об изменчивости видов включены нами в описание диагнозов микофильных грибов.

Широкое применение в коллекциях нашел метод консервации культур под слоем минерального масла. Он основан на создании дефицита кислорода, что вводит организм в состояние замедленного метаболизма. Показано, что под вазелиновым маслом через 2–3 года остаются жизнеспособными до 95% культур, через 10 лет – около 40%. Литературные данные о влиянии хранения грибов под вазелиновым маслом на изменчивость противоречивы.

Мы изучали влияние этого метода на изменчивость культур при длительном хранении. Опыт велся параллельно с периодическими пересевами на косяках. Общий итог следующий – полиморфные изоляты под минеральным маслом расщепляются столь же интенсивно, как и при хранении на косяках; стабильные изоляты сохраняют признаки, но почти всегда усиливается обрастание воздушным мицелием.

В целом консервация грибов под вазелиновым маслом оставляет те же проблемы, что и хранение на косяках, но уменьшает процесс изменчивости в 2–3 раза в связи с удлинением срока между пересевами.

Консервация высушиванием. Показано [Hesseltine, 1947; Page, 1951; Белякова и др., 1967], что этот метод сохраняет жизнеспособность грибов до 10–16 лет и незначительно влияет на изменчивость. Однако имеются данные [Татаренко, Высоцкая, 1960] о том, что многие виды при высушивании гибнут, а некоторые утрачивают спороношение. По-видимому, этот метод не найдет широкого применения в связи с неясностью конечного результата.

Лиофилизация представляет собой высушивание из замороженного состояния, когда вода под пониженным давлением удаляется из клеток путем превращения льда непосредственно в пар, минуя жидкое состояние. Обычные пределы замораживания $-40 \div -60^\circ$, а вакуум – в пределах 2–5 мм рт. ст. Жизнеспособность многих видов грибов сохраняется в течение 10–20 лет. Этот метод нашел широкое применение и достаточно изучен.

Процесс изменчивости грибов при лиофилизации был подробно рас-

смотрен [Simmons, 1963]. Автор сравнивал морфолого-культуральные признаки культур, которые ежегодно пересеивались на косяках, с их аналогиями, много лет хранившимися в лиофилизированном состоянии. Показано, что последние оказались значительно стабильнее первых. В последующие годы эти данные были подтверждены многими авторами. Однако следует отметить, что стабильность достигается главным образом за счет отсутствия серии пересевов. Сам же процесс лиофилизации не снижает изменчивости организмов. Наоборот, показано, что при лиофилизации изменяется морфология клетки, снижается количество жизнеспособных клеток, скорость роста, повышается чувствительность к антибиотикам [Аркадьева, 1974]. Более того, лиофилизация обычно приводит к гибели значительной части колонии, иногда более 90%. Оставшиеся в живых восстанавливают признаки культуры.

В этом отношении очень интересные опыты выполнил Фихте [Fiechter, 1959]. Он показал, что при первой лиофилизации гибнет более 90% клеток дрожжей, а при повторной – значительно меньше. Это прямое доказательство наличия селекции резистентных свойств. По этому поводу Мартин [Martin, 1964] отметил, что хотя лиофилизация сама по себе, возможно, и не вызывает мутаций, но в связи с большим процентом гибели клеток приводит к селекции форм, отличающихся от исходных.

Мы провели лиофилизацию всех культур микофильных грибов. В основном виды хорошо переносят сушку, но некоторые изоляты погибают, например Sepedonium chrysospermum. При лиофилизации двойной культуры (паразит с хозяином) наблюдается нарушение равновесия и один из партнеров иногда гибнет.

Таким образом, все рассмотренные выше методы – периодические пересевы на косом агаре, хранение под вазелиновым маслом и лиофилизация – не снимают процесс изменчивости грибов. Они только растягивают этот процесс во времени соответственно продолжительности периода между пересевами, но одновременно усиливают эффект экстремального воздействия.

Замораживание. Опыты по консервации микроорганизмов методом замораживания имеют длительную историю. Сначала применялись незначительные минусовые температуры (–10; –15°). Но Хелдмейс [Heldmaies, 1929] сообщил, что грибы хорошо переносят и температуру –185°. Эти данные были подтверждены и другими авторами [Hwang, 1960, 1976; Mazur, 1961; Martin, 1964]. Показано, что при замораживании небольшая часть клеток гибнет при переходе режима от –15 до –35°. Клетки, оставшиеся живыми до –50°, могут храниться ниже –130° неопределенно долго, так как все химические и физические реакции полностью прекращаются. Изменчивость коллекционных культур при хранении в жидком азоте, по-видимому, равна обычной изменчивости при однократном пересеве. В жидком азоте можно подвергнуть консервации колонию гриба на природном субстрате и первый посев делать на питательную среду через много лет. Мы проверили жизнеспособность в жидком азоте кусочков плодовых тел трутовиков, взятых стерильно из внутренней части. Все они сохранили жизнеспособность. Но когда мы

Таблица 11

Сравнительная оценка развития грибов после консервации при –196°

Вид гриба	Диаметр колоний, мм		Отличия колоний от контрольных по плотности и окраске мицелия*
	контроль	после –196°	
Alternaria alternata Keisler	45	45	Нет
A.solani Sorauer	47	47	"
Ampelomyces artemisiae Rudak.	55	53	"
A.heraclei Rudak.	50	50	"
A.novoae Rudak.	42	43	"
A.quercinus Rudak.	53	53	"
A.quisqualis Ces.	50	50	"
A.ulicis Rudak.	53	53	"
A.polygoni Rudak.	37	40	"
Aspergillus fumigatus Fres.	31	31	"
A.niger Tiegh.	33	33	"
A.virens Fr.	35	35	Более пушистые
Botryoxylon geniculatum Ciferri	37	37	Нет
Botrytis gonatobotryoides Cke et Mass.	55	55	"
B.cinerea Pers. ex Fr.	55	55	"
Calcarisporium arbuscula Preuss	17	19	Выщепление двух мутантов по цвету
Cephalosporium acremonium Cda	14	16	Нет
Chaetomium cochlioides Pallis.	55	55	"
Cladobotryum varium Nees	55	55	"
Cladosporium herbarum Lk. ex Fr.	33	33	"
C. secedens Th.	25	25	"
Cylindrocarpon obtusisporum Wr.	17	17	"
Cylindrocephalum stellatum Sacc.	27	27	Более плотные
Diplocladium penicilloides Sacc.	47	47	Нет
Echinobotryum atrum Cda	55	55	"
Fusarium avenaceum Sacc.	55	55	"
F.moniliforme Sheld.	55	55	"
F.nivale Ces.	52	55	"
F.oxysporum Schlecht.	55	55	"
F.pucciniophilum Sacc. et Syd.	50	50	"
Monilia fungicola Ell. et Barth.	54	54	"
Mucor circinelloides Tiegh.	55	55	"
Mycogone rosea Fr.	43	43	"
Mycelia sterilia	55	55	"
Mycosticta cytosporicola Flor.	40	40	"
Oospora klebahni Stautz.	21	20	"
Penicillium camemberti Thom.	15	17	"
P.luteum Zukal.	22	22	"
Scopulariopsis brevicaulis Bain.	34	34	"
Sepedonium chrysospermum Fr.	29	25	"
Stemphylium pulchrum Sacc.	35	35	"
Trichoderma album Preuss	14	14	"
T.aureoviride Rifai	55	55	"
T.lignorum Harz	55	55	"
Verticillium fungicola Hassebr.	35	35	"

*По активности спорообразования и морфологии конидий отличий от контроля не было.

консервировали трутовики, зараженные микопаразитом, то последние обычно получали преимущество и при оживлении образца хозяин подавлялся.

Убедительные данные об отсутствии большой изменчивости грибов при консервации жидким азотом приведены Хвангом [Hwang, 1968].

Наши исследования (с участием Н.С. Одоевской) были выполнены на примере 80 культур грибов, относящихся к 50 видам (30 родам). Грибы выращивали в чашках Петри на агаре Чапека. Из вполне вызревших колоний (12–15-суточных) брали блоки размером 4 мм с подлежащим агаром и помещали в ампулы, которые затем запаивали, охлаждали 2–3 мин в верхней зоне паров жидкого азота, затем опускали в жидкий азот. Через сутки ампулы вынимали, прогревали в водяной бане (+40°), распаивали и блоки с мицелием раскладывали в чашки Петри на агар Чапека. Одновременно делали посев контрольных вариантов такими же блоками. Результаты наблюдений за растущими культурами приведены в табл. 11. Они показали, что консервация культур в жидком азоте не вызывает нарушений в росте и развитии грибов.

Были проведены также опыты по упрощению методики введения культур грибов в жидкий азот. Результаты показали, что на агаровых средах можно консервировать колонии в самом начале их роста (1–2-суточные). После необходимого срока хранения (в наших опытах 1–2 года) пробирки перекладываются в термостат. Здесь происходит дорастание колоний. Не требуется прогревать колонии после извлечения из жидкого азота и нет необходимости запаивать пробирки.

Хранение культур в жидком азоте имеет ряд других преимуществ. Это наиболее дешевый способ. В одном контейнере можно разместить 500–600 культур. Отметим, что для поддержания этих же культур периодическими пересевами потребуется лаборант, электроэнергия на термостат и холодильник, значительно больший размер рабочей площади и т.п.

Биологическая активность грибов после их длительного хранения изменяется по-разному. Виды вполне микрофильных родов, таких, как Darluca, Ampelomyces, Sepedonium, Mycogone, устойчиво сохраняют эти свойства или быстро восстанавливают их при пассаже через хозяина, а виды из других родов (Gliocladium, Penicillium, Fusarium и др.) подвержены изменчивости и не всегда восстанавливают агрессивность.

Глава II

МОРФОЛОГИЯ И КУЛЬТУРАЛЬНЫЕ ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ МИКОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Диагнозы видов значительной части микофильных грибов авторами были составлены главным образом по материалам исследования гербарных образцов. Собранные нами виды изучены также и в культурах, что дало ряд новых сведений о их строении в онтогенезе, позволив уточнить диагнозы и составить определительные ключи.

Для стандартизации условий изучения морфолого-культуральных признаков грибов была взята агаризованная стандартная среда Чапека с 1%-ным кукурузным экстрактом и дополнительно к ней сусло-агар. Все виды постоянно исследовались на свежесобранных (или сохраняемых в холодильнике) образцах. Колонии, представлявшие интерес для дальнейшего изучения, выделялись в чистые культуры на питательные среды. Затем изоляты, характеризующие изменчивость вида, включались в коллекцию для длительного поддержания. При очередном пересеве (через полгода—год) уточнялась степень вариабельности культур и однотипные исключались из коллекции. Остальные включались в каталог и изучалась их изменчивость в процессе длительного хранения различными методами. При обнаружении характерных признаков изменчивости видов при поддержании их в коллекции сведения об этом включены в диагнозы.

Наиболее распространены повсеместно и чаще на территории СССР микофильные гифомицеты и пикнидиальные грибы рода Ampelomyces (=Cicinnobolus). Определитель видов последних был недавно нами опубликован [Рудаков, 1979]. Необходимость в определителях гифомицетов представляется особенно назревшей. В настоящее издание включены только светлые гифомицеты, обнаруженные на территории СССР.

Обзор современных принципов систематики гифомицетов был сделан Гусом [Goos R., 1956], И.И. Сидоровой [1967], И.А. Дудка [1974], Т.С. Кириленко [1977]. Показано, что новые подходы основаны на различиях, которые обнаруживаются в онтогенезе конидий. Но наряду с преимуществами новых принципов обнаруживаются и недостатки, так как для определения требуется изучение грибов в культурах, что не всегда возможно и целесообразно [Goos, 1956]. По-видимому, этим можно объяснить, что новые системы находят применение при обработке коллекционных культур или в изучении почвенных грибов, а в обработке гер-

барных образцов практически не используются. Элиз [Ellis, 1971] использовал как новые принципы систематики, так отчасти и модификации старой системы Саккардо, что выражено уже в самом названии его монографии "Темноцветные гифомицеты".

Основные отличия признаков в онтогенезе конидий светлых гифомицетов: 1) разделение гиф на споры (артроспоры); 2) редукция (видоизменение) вершинной клетки гифы, или боковых веточек или литеральных выступов (алевроспоры); 3) отпочковывание от родительской клетки или прямо от гифы (бластоспоры); 4) споры, образующиеся от фиалид, т.е. более или менее ампуловидных несептированных образований, на вершине или внутри которых образуются тонкостенные конидии (фиалоспоры). Кроме того, бластоспоры, образующиеся на зубчиках или стеригмах, обычно рассматриваются как радулоспоры. Соответственно этому предложено [Tubaki, 1963] выделять систематические группы – Arthrosporae, Aleuriosporae, Blastosporae, Phialosporae, Radulosporae.

Последующие авторы этого направления систематики сделали ряд дополнений. Однако окончательной разработки системы пока нет. В таблицу для определения родов включены светлые гифомицеты, в которых имеются микофильные виды. За таблицей в тексте приводятся только те из них, которые содержат виды, обнаруженные на территории СССР. Чтобы ориентироваться в этом отношении, последние здесь даны без авторов.

В последующем тексте синонимы родов и видов приведены только те, под названиями которых раньше были известны микофильные грибы. Номера коллекционных культур приводятся в тексте (в скобках). Они соответствуют "Каталогу культур микроорганизмов, поддерживаемых в учреждениях СССР" (изд. 1981 г.), где включены в состав мицелиальных грибов с дополнительным индексом "ВКМ MF".

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

Конидии типа артроспор (оидии) 1
– Конидии типа алевроспор 8
– Конидии типа бластоспор 11
– Конидии типа радулоспор 12
– Конидии типа фиалоспор 22
1. Артроспоры с утолщенной оболочкой 2
– Артроспоры тонкостенные 3
2. Артроспоры собраны в легко распадающиеся кучки . . . .
. . . . Chromosporium Cda.
– Артроспоры собраны в нераспадающиеся кучки . . . . Glomerularia
3. Артроспоры интеркалярные или верхушечные, но не отличаются от гиф . . . . .Myceliophthora
– Артроспоры отчленяются 4
4. На артроспоры расчленяются только боковые веточки гиф 5
– На артроспоры расчленяется весь или значительная часть мицелия. . . .
. . . . Oospora (рис. 8)
5. Спороносные веточки дуговидно-согнутые . . . . Malbranchea
– Спороносные веточки прямые 6

6. Веточки цилиндрические, простые или раздвоенные, рассеянные или рыхло собранные 7
– Веточки от пальчатовидных до почти ампуловидных, собраны мутовками и составляют более или менее уплотненный гимений . . . . Tympanosporium Gams
– На вершине удлиненного конидиеносца собрана раскидистая мутовка из длинных цепочек спор . . . . Amblyosporium
7. Артроспоры как бы обрубленные на концах . . . . . Geotrichum
– Артроспоры с округленными концами, одноклеточные . . . . Cylindrium
– Артроспоры такие же, но септированные . . . . Septocylindrium Bon.
8. Алевроспоры одноклеточные 9
– Алевроспоры двуклеточные 10
– Алевроспоры многоклеточные 36
9. Споры одиночные, тонкостенные образуются по бокам гиф или на слабо дифференцированных спороносных веточках . . . . Sporotrichum (рис.9)
– Имеются простые или вильчатые конидиеносцы . . Chrysosporium Cda
– Имеются мутовчато-ветвистые конидиеносцы . . . . Geomyses
– Споры с двойной утолщенной оболочкой . . . . . Sepedonium (рис. 10)
– Споры сложнопостроенные, с различными выростами 35
10. Верхняя клетка шиповатая и значительно крупнее нижней . . . . Mycogone (рис. 21)
– Верхняя клетка гладкая, незначительно больше нижней . . . . Trichothecium (рис. 11)
– Клетки споры равновеликие . . . . Didimopsis
11. Бластоспоры одиночные, образуются по бокам гиф . . . . Aureobasidium (рис. 9)
– Бластоспоры цепочками, мицелий образует строму . . . . . Monilia
– Бластоспоры цепочками, мицелий рассеянный . . . Candida Berkh.
12. Радулоспоры одноклеточные 13
– Радулоспоры септированные 17
13. Радулоспоры образуются по бокам веточек конидиеносцев: . . . . . .
– Спороносные веточки цилиндрические . . . . Acladium (рис. 9)
– Спороносные веточки ампуловидные . . . . Jacobia (рис. 12)
– Спороносные веточки с тонкой зигзаговидной вершиной . . . . Tritirachium
– Споры образуются на интекалярных вздутиях конидиеносцев . . . . Gonatobotrys
– Радулоспоры сосредоточены на вершине веточек конидиеносцев . . 14
14. Конидиеносцы простые, отходят от ложеподобного сплетения гиф . . . . Hyphoderma DC.
– Мицелий рассеянный, конидиеносцы простые, цилиндрические . . . . Cylindrocephalum
– Конидиеносцы простые, расширенные сверху . . Oedocephalum Preuss
– Конидиеносцы вильчато-разветвленные 15
– Конидиеносцы древовидно-разветвленные 16

15.Веточки конидиеносцев сверху утонченные и зигзаговидно-согнутые . . . . Beauveria
– Веточки цилиндрические, с боковыми спороносными почками . . . . Haplaria
Веточки широкоэллиптические . . . . Rhinotrichum (рис. 13)
– Конидиеносцы с мутовкой удлиненных, разновеликих стеригм . . . . Corethropsis Cda
– Веточки лапчатовидно расширены наверху . . Calcarisporium (рис. 13)
16.Имеется сумчатая стадия (Hypoxylon) . . . . Botryoxylon
– Сумчатая стадия другая или отсутствует . . . . Botrytis
17.Конидиеносцы простые или слабоветвистые 18
– Конидиеносцы ветвистые 22
18.Конидиеносцы с интеркалярными вздутиями . . . . . . Arthrobotrys
– Конидиеносцы цилиндрические, споры округлые . . . . Eriomycopsis Speg. (рис. 7)
– Конидиеносцы цилиндрические, споры удлиненные 19
– Конидиеносцы коленчатоизогнутые 20
– Конидиеносцы бутылковидные . . . . Spermosporella Deight.
19.Радулоспоры возникают на спороносных почках 21
– Спороносных почек нет . . . . Vermispora Deight. et Piroz.
20.Спороносные почки расположены хаотично, конидиеносцы ампуловидные . . . . Chionomyces Deight. et Prioz.
– Почки расположены так же, конидиеносцы цилиндрические . . . . Stenospora Deight.
– Почки сосредоточены на вершине веточек . . . . . Dactylaria Sacc.
21.Спороносные почки цилиндрические . . Trichoconis Clements (рис. 7)
– Почки конические . . . . Sympodiophora (рис. 7)
22.Конидии яйцевидные, крупнее 10 мкм . . . . Monosporium
– Конидии продолговатые, крупнее 10 мкм . . . . Cylindrophora
– Конидии округлые или продолговатые, менее 10 мкм 23
23.Конидиеносцы по толщине и окраске незначительно отличаются от вегетативных гиф 24
– Конидиеносцы утолщенные, толстостенные, с боковыми ампуловидными фиалидами . . . . Harziella
24.Конидиеносцы простые или вильчатые 25
Конидиеносцы ветвистые 26
25.Вершины фиалид тупые или несколько расширенные . . . Hyalopus
– Вершины фиалид заостренные . . . . Acremonium
26.Конидиеносцы древовидно-разветвленные . . . . Trichoderma
– Конидиеносцы мутовчато-разветвленные 27
– Конидиеносцы кисточковидно-разветвленные 30
27.Споры одноклеточные 28
– Споры с перегородками 33
28.Конидии одиночные . . . . Acrocylindrium
– Конидии собраны цепочками . . . . Spicaria
– Конидии собраны кучками 29
– Конидии в слизистых головках . . . . Gliocladium

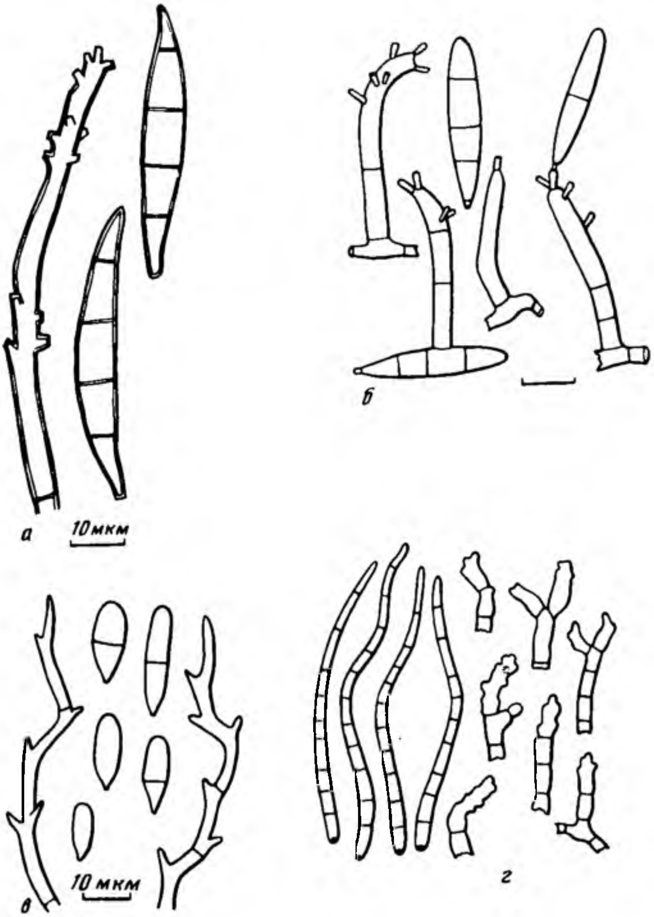


Рис. 7. Строение конидиеносцев и спор у видов из родов [по Deighton, Pirozynski, 1972]

а — Eriomycopsis; *б* — Trichoconis; *в* — Sympodiophora; *г* — Stenospora

29.Конидиеносцы имеют интеркалярные пузыревидные вздутия, к которым крепятся фиалиды . . . . Nematogonium Desm. (Gonatorrchodiella Thaxt.)

– Пузыревидных вздутий нет, фиалиды булавовидные . . . . Verticilliopsis Cost.

– Пузыревидных вздутий нет, фиалиды утонченные сверху . . . . Verticillium

30.Конидии в слизистых головках . . . . Gliocladium

– Конидии цепочками или рыхлыми колонками 31

31.Фиалиды крепятся по бокам гиф или пучком на коротких конидиеносцах . . . . Scopulariopsis

— Фиалиды одиночные, ампуловидные, на короткой цилиндрической клетке . . . . Monocillium
— Конидиеносцы многоветвистые, цилиндрические или незначительно расширенные вверху . . . . Penicillium
— Конидиеносцы расширенные вверху булавовидно 32
— Конидиеносцы расширены вверху пузыревидно . . . . . . Aspergillus
— Конидиеносцы расширены внизу . . . . Flahaultia Arn.

32. Конидиеносцы с боковыми веточками . . . . . . Citromyces Wehmer
— Фиалиды возникают одиночно или группами по бокам гиф и конидиеносцев и на их расширенных вершинах . . . . Paecilomyces

33. Конидии одиночные . . . . Dactylella Grove
— Конидии собраны гроздьевидно . . . . Dactylium
— Конидии собраны кучками . . . . Diplocladium
— Конидии в цепочках 34

34. Конидии акрогенные . . . . Cladobotryum (рис. 19)
— Конидии возникают на спороносных почках . . . . . . Ramularia

35. Алевроспоры с шестью полукруглыми или кубическими выростами . . . . Stephanoma
— Алевроспоры без выростов, звездчатые или неправильной формы . . . . Asterophora

36. Конидиеносцы короткие, споры гладкие . . . . . . Fusoma Cda
— Конидиеносцы короткие, споры мелкобородавчатые . . . . Blastotricum Cda
— Конидиеносцы удлиненные 37

37. Споры веретеновидные . . . . Monacrosporium Oud.
— Споры грушевидные . . . . Pyricularia Sacc.
— Споры закрученные спиралью в одной плоскости . . Helicomyces Fr.
— Споры трехконечные . . . . Trinacrium Riess
— Споры вильчато-разветвленные . . . . Dicranidion Harkn. (=Pedilospora Höhn.)
— Споры звездчатые . . . . Tuberculispora Deight. et Piroz.
— Споры с 3–5-вершинными двухлопастными клетками . . . . Triposporina Höhn.
— Споры разнообразно сросшиеся 38

38. Споры имеют щетинки . . . . Titaea Sacc.
— Споры без щетинок . . . . Titaella Arn.

МИКОФИЛЬНЫЕ ВИДЫ СВЕТЛЫХ ГИФОМИЦЕТОВ, РАСПРОСТРАНЕННЫЕ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Род Myceliophthora Cost., 1892. – C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 114, 850

Мицелий поверхностный, а также проникающий в гифы других грибов. Артроспоры интеркалярные или верхушечные, округлые, обычно не отчленяющиеся от гиф, бесцветные или буроватые. У некоторых видов образуются также настоящие конидии по типу рода Chrysosporium [Oorschot, 1980].

M. lutea Cost., 1892. – C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 114, 850.

Мицелий состоит из поверхностных и проникающих в клетки хозяина гиф, 1–2 мкм в сечении. Споры одиночные или по 2–3 штуки, бесцветные, яйцевидные, 3–5 X 2–3 мкм. На сусле-агаре колонии ватообразные, простирающиеся, сначала белые, затем серые. Гифы до 4 мкм в сечении, с рельефными перегородками. На концах отдельных веточек или интеркалярно образуются округлые светлые клетки 8–20(25) мкм. При пересевах спорулящия утрачивается. Жизнеспособность на косяках сохраняется до 4 мес. Хорошо сохраняется в жидком азоте.

На Nectria cinnabarina около Москвы (150, 196)[1].

Род Oospora Wallr., 1833. – Fl. Crypt. Germ., 2, 182

Мицелий подушечковидный или простирающийся. Артроспоры (оидии) шаровидные, яйцевидные или продолговатые. По кромке растущих колоний иногда образуются конидиеносцы с конидиями [Рудаков, 1968].

Ключ для определения видов

1. Мицелий быстро и полностью распадается на артроспоры 2
– На артроспоры сначала распадаются только боковые веточки гиф . . 4
2. Колонии белые, сероватые или телесного цвета . . . . O. hypoxylicola
– Колонии красные, желтые, зеленые или темные 3
3. Колонии ржавого цвета . . . . O. ferruginea
– Колонии желто-коричневые или розовато-красные . . O. pullulans
4. Спороносные веточки собраны пучками . . . . .O. nicotianae
– Спороносные веточки рассеянные 5
5. Колонии белые 6
– Колонии желтоватые или светло-бурые . . . . O. nivea
6. Споры 3–18 X 2–5 мкм . . . . O. candidula
– Споры 7–14 X 3–5 мкм . . . . O. aequivoca
– Споры 4–10 X 3,5–4 мкм . . . . O. nectricola
– Споры 4–6 X 1,5–2 мкм . . . . O. hyalinula

O. aequivoca (Cda.) Sacc. et Vogl., 1886. – Syll., 4, 17

На трутовиках точковидные серые подушечки или гифы растут диффузно, обволакивая мицелий хозяина. Цепочки спор простые, прямостоячие. Споры удлиненные, заостренные, светлые, 11–12 X 2,5–4 мкм. На агаре Чапека колонии телесного цвета, простирающиеся, ослизлые. Споры 7–14 X 3–5 мкм. При длительном хранении и пересевах признаки сохраняются.

На Erysiphe commutis и Fomes fomentarius в Молдавии (254, 262).

O. candidula Sacc., 1882. – Michelia, 2, 545

Колонии плесневидные, рассеянные, светлые. Спороносные веточки простые или вильчатые, 20–50 X 2–5 мкм. Споры в длинных цепочках, эллиптические, иногда один конец более заострен, 3–6 (18) X 2–3 (5) мкм.

[1] Здесь и далее в скобках приводится номер, под которым культура числится в каталоге Всесоюзной коллекции микроорганизмов в разделе "Микофильные грибы" (ВКМ-MF).

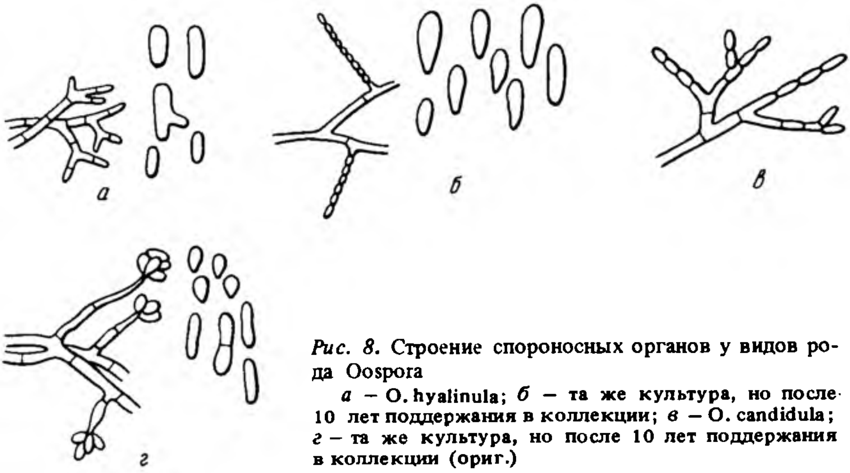


Рис. 8. Строение спороносных органов у видов рода Oospora

а – O. hyalinula; *б* – та же культура, но после 10 лет поддержания в коллекции; *в* – O. candidula; *г* – та же культура, но после 10 лет поддержания в коллекции (ориг.)

На агаре Чапека колонии войлочные, а на сусле-агаре – бархатистые. Споры 7–18 X 4–7 мкм. При длительном хранении подвержен изменчивости. Наряду с оидиями образует конидии 4–9 X 2–3 мкм, собранные в небольших слизистых кучках на боковых веточках гиф, которые возникают путем отделения вершины веточки поперечной перегородкой и постепенного сужения около нее. От этого на споре остается рубчик. При хранении в жидком азоте изменчивость более выражена, когда в качестве криофилактика использовали глицерин (рис. 8, *в*).

На Lactarius rufus около Москвы (482) и Sphaceloma lagenaria около Астрахани (222).

O. ferruginea Bres., 1926. – Stud. Trent. 7, ser. 2, facc. 1, 23

Колонии, простирающиеся в гимении трутовиков, плесневидные или почти бархатистые, светлые, затем ржавого цвета. Споры продолговатые, разновеликие. На агаре Чапека колонии мелкобархатистые, более или менее уплотненные в центре, с широкой лапчатовидной или древовидной периферией, белые или светло-серые. Оборотная сторона ржавого цвета, более темная в центре. Гифы слабоветвистые, 2–4 мкм в сечении, частично распадаются на палочковидные или удлиненно-эллиптические споры 3–18 мкм длины. При длительном хранении и пересевах наблюдается снижение спорулирующей активности.

В гимении Fomes fomentarius около Москвы (262).

O. hyalinula Sacc., 1882. – Michelia, 2, 453

Гифы слаборазвитые, растут среди мицелия хозяина или на поверхности его плодовых тел. Спороносные веточки 20–30 X 2 мкм. Споры удлиненные, тупые, 4–6 X 1,5–2 мкм. На агаре Чапека колонии паутинистые, простирающиеся, белые. Оборотная сторона желтовато-розовая. Гифы рассеянные или в тяжах, 2–4 мкм в сечении, часто с отдельными утолщенными клетками. Споры возникают в результате распада кончиков гиф или отпочковываются по бокам гиф от небольших зубчиков, цилиндрические,

иногда с суженным нижним концом, 3–8(15) X 2,5–4 (6) мкм. При длительном хранении и пересевах наблюдается усиление спорулирующей активности (рис. 8,*а*).

На Alternaria alternata на помидорах около Москвы (77), Echinobotryum atrum на листьях айвы в Молдавии (169), Erysiphe sp. в Средней Азии (375).

O. hypoxylicola (Preuss) Sacc. et Vogl., 1886. – Syll., 4, 17

Колонии простирающиеся, белые, мучнистые. Споры продолговатые, тупые, 9–14 X 7–10 мкм. На агаре Чапека колонии такие же. Гифы длинные, параллельно растущие, постепенно распадаются на округлые или эллиптические споры, 7–20 X 7–10 мкм.

На Fomes fomentarius (138), Polyporus sulphureus, Ramularia tulasnei, Clitocybe sp. около Москвы.

O. nectricola Richon, 1858. – Cat. rais. Champ. Dep. de Marne Vitry, 1889, n. 1458.

Колонии белые. Спороносные веточки короткие. На агаре Чапека колонии белые, мучнистые, сливающиеся. Гифы прямые, слабо ветвистые, 3,5–4 мкм в сечении, с рельефными оболочкой и перегородками. Боковые веточки приподнимающиеся, 15–40 мкм, вверху распадаются на эллиптические или цилиндрические споры 4–10 X 3,5–4 мкм.

На Nectria cinnabarina около Москвы (64) и Erysiphe cichoracearum на Кавказе (113, 471).

O. nicotianae Penz. et Sacc., 1899. – Syll., 14, 1034

На стромах хозяина тонкий белый изреженный мицелий. Гифы 2–2,5 мкм в сечении, распадаются на артроспоры, 2,5–4 мкм. На агаре Чапека колонии мучнистые, светло-оранжевые, образуют короткие, узловато-сросшиеся у основания конидиеносцы, 20 X 2–4 мкм, на вершине которых возникают 1–2 округлых споры 5–7 мкм. На сусло-агаре грибница погруженная, сверху опушена нежным оранжевым мучнистым налетом. Конидиеносцы до 40 X 2–3 мкм. Споры 4–6 мкм.

На Nectria cinnabarina около Москвы (120, 180).

O. nivea (Fuck.) Sacc. et Vogl., 1886. – Syll., 4, 16

Колонии светло-розовые, паутинистые, покрывают стареющий мицелий хозяина. Споры овальные, 4–5 мкм, постепенно слегка буреющие.

На Alternaria porri в Киргизии.

O. pullulans (Lindner) Lindau, 1907. – Kryptogamen-Fl., 8, 35

Колонии в виде маленьких ослизлых подушечек желтовато-коричневого, красноватого или розового цвета. Состоят из скопления артроспор разной формы и размеров. Прорастают споры короткой гифой, которая вскоре распадается на артроспоры. В культуре на богатых средах признаки сохраняются, а на бедных образуются приподнимающиеся конидиеносцы с кучками спор на вершине (переход к Acremonium).

На Erysiphe graminis (10) и Puccinia sp. (11) около Москвы.

Род Malbranchea Sacc., 1882. – Michelia, 2, 638

Мицелий бесцветный или светлоокрашенный, низкий. Боковые веточки гиф дуговидно-изогнутые и обычно собраны пучками. В воде они быстро распадаются на удлиненные цилиндрические или округленные артроспоры.

M. pulchella v. **sulphurea** Miehe, Cooney et Emerson, 1944

Колонии желтые, низкие. Споры 2,5–10 X 2,5–3 мкм. На агаре Чапека колонии простирающиеся и кое-где образуют подушечки. Споры цилиндрические, тупые, прямые или слегка согнутые.

На Fomes sp. в Грузии (225) и Mycena vulgaris около Москвы.

Род Geotrichum (Lk.) Fr., 1832, Syst. Mycol., 3

Боковые веточки гиф распадаются на артроспоры кубовидной или короткоцилиндрической формы, концы которых как бы обрублены. Видовая дифференциация этих грибов выражена слабо [Carmichael, 1957; Gueho, Buissiere, 1975]. Имеются сведения о цитологической картине развития артроспор [Fiddy, Trinci, 1976].

G. bipunctatum Rolland et Fautr., 1895. – Syll., Fung., 11, 590

Мицелий слаборазвитый, обволакивающий гифы хозяина и образующий тонкий белый налет. На агаре Чапека колонии простирающиеся, бархатистые, белые. Споры 5–18 X 3–5 мкм.

На Claviceps purpurea в Европе и Erysiphe cichoracearum на Кавказе (228).

Род Cylindrium Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 34

Мицелий слаборазвитый. Артроспоры цилиндрические, с округленными концами, бесцветные или светлоокрашенные. Положение рода в системе неустойчивое. Он объединялся с Fusidium, но последний теперь включен в Cylindrocarpon, куда, однако, не могут быть включены виды Cylindrium по ряду существенных отличий.

C. cordae Sacc., 1886. – Syll., 4, 37

Колонии рыхлые, обволакивающие мицелий хозяина, белые, порошащие. Артроспоры 28–33 X 3–4 мкм. На агаре Чапека колонии простирающиеся, мелковорсистые. При длительном хранении и пересевах расщепляется, образуя как обычные колонии, так и неспорулирующие варианты.

На Botrytis cinerea в Киргизии и Erysiphe graminis около Москвы (23).

Род Monilia Bon., 1851, Handb. Mykol., 76

Мицелий переплетается в плотные дерновинки или склероции, часто вместе с остатками субстрата. Веточки гиф прямостоячие, простые или разветвленные, распадаются на шарообразные, яйцевидные или эллиптические артроспоры, часто соединенные небольшими перемычками.

Ключ для определения видов

1. Споры желтые . . . . M. megalospora
– Споры белые 2

2. Споры 6–9 мкм . . . . M. mycophila
– Споры 2,5–5 × 2–2,5 . . . . M. fungicola

M. fungicola Ell. et Barth., 1897. – Erythea, 50

Мицелий эндогенный. Конидиеносцы тесно сгруппированы. Споры эллиптические. На агаре Чапека колонии белые, с легким оранжевым оттенком, мелкобархатистые, стелющиеся. Спороносные веточки простые или разветвленные. Споры округлые или эллиптические, 2,5–5 × 2–2,5 мкм.

На Asterina sp. на бамбуке на Сахалине (301).

M. megalospora (Berk. et Curt.) Sacc., 1886. – Syll., 4, 33

Колонии подушечковидные или простирающиеся по поверхности хозяина, желтоватые. Споры эллиптические или почти шаровидные. На агаре Чапека колонии простирающиеся, пленчатые, сверху светло-желтоватые. Гифы 2–5 мкм в сечении, по бокам снабжены короткими стерженьками, на которых образуются цепочки спор. Споры яйцевидные, с оттянутым концом, 3–4 × 2–3 мкм. В старых культурах наблюдается лизис мицелия.

На Fomes fomentarius около Москвы (170).

M. mycophila (Pk.) Sacc. – Syll., 4, 35

Гифы рассеянные, образующие поверхностную пленку. Спороносные веточки собраны в компактные белые подушечки. Споры почти шарообразные, 6,5–7,5 мкм. На агаре Чапека колонии белые, войлочные, образуют толстую рыхловатую пленку. Спороносцы укороченные. Споры округлые, 6–9 мкм, с носиком на одном конце и обрубленным выступом на другом.

На Schizophyllum commune около Москвы (167).

Род Sporotrichum (Lk.) Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 415

Колонии светлоокрашенные. Конидии отпочковываются от мелких зубчиков по бокам веточек гиф или слабо дифференцированных конидиеносцев, почти шаровидные или эллиптические, светлые, часто с рубчиком у основания. У некоторых видов мицелий по мере старения распадается на артроспоры. От Aureobasidium отличаются светлой окраской мицелия и более развитыми конидиеносцами, а от Chrysosporium, наоборот, менее развитым спороносным аппаратом. Однако все эти отличия нечеткие, особенно у коллекционных культур.

Ключ для определения видов

1. Спорулирующие подушечки красноватые . . . . S. mycophilum
– Спорулирующие подушечки беловатые 4
– Спорулирующие подушечки желтоватые . . . . S. chrysospermum
– Спорулирующие подушечки зеленоватые 2
2. Конидии до 12 мкм . . . . S. phalloidearum
– Конидии до 4 мкм 3
3. Мицелий хорошо развитый . . . . S. aeruginosum
– Мицелий быстро исчезающий . . . . S. croceum
4. Конидии 1,5–3 мкм . . . . S. parasiticum
– Конидии 3,5–4 мкм . . . . S. fungicola

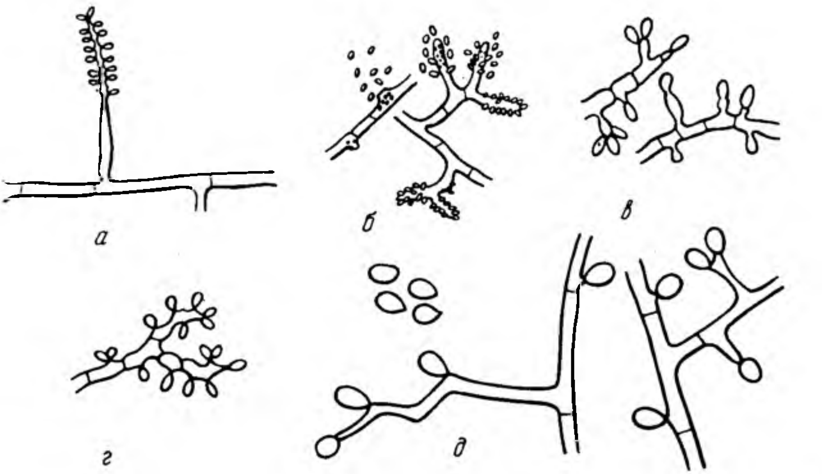


Рис. 9. а – Acladium fimbriatum; *б* – Sporotrichum aeruginosum; *в* – S. palloidearum; *г* – Aureobasidium pullulans; *д* – Geomyces pannorum (ориг.)

S. aeruginosum Schw. var. microsporum Karst., 1862. – Hedwigia, 3

На поверхности хозяина множество рассеянных темных точечных подушечек, состоящих из скопления шаровидных конидий 1–2 мкм. На агаре Чапека гифы простирающиеся, образующие уплотненные подушечки, 1–2 мм в поперечнике. Конидии собраны гроздьями в верхней части веточек, а также по бокам гиф, многочисленные, гладкие, зеленоватые, шаровидные или эллиптические, 2–4 мкм (рис. 9, *б*).

На Agaricus bisporus около Москвы (91).

S. chrysospermum Harz, 1871. – Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 44, 1, 105

Syn. Sepedonium chrysospermum Nees (non S. chrysospermum Fr.)

Колонии с желтоватыми подушечками на поверхности гимения гниющих трутовиков. Конидии эллиптические, 8–9 мкм, желтоватые. На агаре Чапека лучистый, слабо спорулирующий мицелий. Конидиеносцы 15–30 × × 7–10 мкм. Конидии 4–9,5 мкм, сначала бесцветные, затем желтеющие и с шероховатой оболочкой, крепятся к вершине конидиеносца при помощи короткой, легко отпадающей щетинки, образуя небольшие бесформенные кучки или короткие цепочки. Через месяц роста на среде образуются уплотненные спорулирующие подушечки, между которыми мицелий лизируется. Известна сумчатая стадия – Hypocrea fungicola Karst.

На видах родов Polyporus и Fomes около Москвы (477, 478).

S. croceum G. Kunze et Schm., 1817. – Mykol. Hafte, Leipzig, 1, 81

Пораженные участки хозяина буреют и ослизняются, покрываясь паутинистым, серо-желтым, быстроисчезающим мицелием. Гифы 1 мкм в сечении. Конидии желтоватые, эллиптические, 1,5 × 3,5 мкм. На агаре Чапека мицелий простирающийся, рассеянный, слабо заметный. Споры

малочисленные, боковые, 3–4 X 0,8–1 мкм, в старых коллекционных культурах образуют цепочки.

На Clitocybe subalutacea около Москвы (416).

S. fungicola (Cda.) Lind., 1907, Rabenchorst's Krypt.-Fll., 8, 210

Колонии светлые подушечковидные. Конидии почти эллиптические, боковые, 2,5–3 мкм. На агаре Чапека колонии белые, мучнистые. Гифы 3,5–4 мкм в сечении, с пальцевидными отростками, на которых при помощи мелких зубчиков крепятся конидии или же последние возникают одиночно по бокам гиф.

На Fomes fomentarius около Москвы.

S. mycophilum Lk. exFr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 415

Мицелий сплетает гифы хозяина. Конидии красноватые и красно-коричневатые, яйцевидные, 2,8–3 мкм. На агаре Чапека рост скудный, но при добавлении стерилизованного мицелия хозяина паутинистый, с красноватыми спорулирующими подушечками. Конидиеносцы короткие, простые. Конидии гроздьями у вершины.

На Alternaria alternata около Москвы (74).

S. parasiticum Pk., 1888. – Report State Mus., N.Y., 35

Колонии белые, простирающиеся. Конидии эллиптические, 3–4 X X 2 мкм. На агаре Чапека колонии войлочные. Конидии 1,5–3мкм, округлые, с рубчиком, боковые.

На Helminthosporium sp. в Средней Азии.

S. phalloidearum (Cda.) Rabh., 1844. – Deutsch. Krypt. Fl., 1, 80

Мицелий рассеянный, бледно-зеленый, затем серовато-голубой. Конидии продолговатые, заостренные, бледно-зеленые. На агаре Чапека колонии ослизлые, желтоватые с зеленовато-бурыми сливающимися подушечками, состоящими из массы спор. Конидии боковые, удлиненно-эллиптические, обычно с заостренными концами. 5–12 X 2,5–5 мкм (рис. 8, *в*).

На Erysiphe communis около Москвы.

Род Geomyces Traaen, 1914. – Nytt Mag. Naturvid., 52, 58

Колонии светлые или желтовато-буроватые. Конидиеносцы ветвистые. Споры крепятся к рубчикам по бокам веточек, шаровидные или эллиптические.

G. pannorum (Lk.) Sigler et Carmichael, 1976. – Mycotaxon, 4, 377

Syn. Sporotrichum carnis (Bisby) Brooks. et Hansf., 1923. – Trnas. Brit. Mycol.Soc., 8, 131; =Sporotrichum hospicida Schulz. et Sacc., 1884. – Rev. mycol., 6, 78; =Chrysosporium pannorum (Lk.) Hughes, 1958. – Can. J. Bot., 36, 749.

Колонии серые, простирающиеся, шерстистые. Конидиеносцы 25–40 X X 2–3 мкм. Конидии боковые, бесцветные, 4–5 мкм. На агаре Чапека колонии белые или желтоватые, войлочные, с краю реснитчатые. На оборотной стороне буроватые или темные. Гифы толстостенные, 2,5–3 мкм в сечении, кое-где с узловато-расширенными клетками. Конидии 2,5–4 мкм (прис. 9, *д*). Гриб устойчив к ртутьорганическим соединениям [Williams, 1975].

На Amanita muscaria (458), Nictria cinnabarina (114), Aureobasidium caulivorum около Москвы и Erysiphe cichoracearum в Средней Азии (165).

Род Aureobasidium Viala et Boyer, 1891. – C.r. hebd. Seanc. Acad. Sci Paris., 112, 1149

Колонии простирающиеся, сначала светлые или кремовые, затем темнеющие. Стромы нет. Гифы светлые, с возрастом частично темнеющие, расчленяющиеся. Конидии бесцветные, образуются на рубчиках по бокам гиф. Опубликована новая система рода [Hermanides-Nijhof, 1977].

A. pullulans (d By) Arn., 1918. – Ann. Ec. Arg. Montpell. N.S., 16, 39

Syn. Pullularia pullulans (d By) Berkh., 1923. – Schimm. Monilia, D. Utr., 54; =Sporotrichum aureum (Lk.) Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3:415; =Sporotrichum biparasiticum Bub., 1906. – Bull. Herb. Boiss., 2, 4, 486.

Колонии в виде буроватых пятен на плодовом теле хозяина или развиваются среди гиф мицелиальных грибов. Конидии 4–5 мкм, желтоватые или оранжевые. На агаре Чапека колонии простирающиеся, ослизлые от светло-желтого до черного цвета, расщепляющиеся. Споры эллиптические, иногда с перегородкой, 5–10 X 3–7 мкм. Источники углерода и азота оказывают значительное влияние на морфолого-культуральные признаки [Sevilla et al., 1977]. Значительная фенотипическая изменчивость опреде-деляется и влиянием сопутствующей микрофлоры [Wickerham, Kurtzman, 1975]. На природных субстратах иногда образуются пикниды, которые раньше ошибочно относили к Dothichiza (Sclerophoma) pityophila [Xenopoulos, Millar, 1977]. Имеются указания, что один из синонимов этого вида (Sporotrichum aureum) является несовершенной стадией базидиомицета [Klopotek, 1974]. Изучено также тонкое строение гриба [Pechak, Crang, 1977; Crang, Pechak, 1978].

На различных грибах, повсюду. Выделен с Puccinia coronata, Aureobasidium caulivorum, Russula foetens, Clitocybe sp., Polyporus sp. около Москвы, Sphaeroteca pannosa в Крыму (188), Plasmopara viticola в Молдавии. Erysiphe cichoracearum около Новосибирска (82, 111, 176, 188, 191, 472).

Род Sepedonium (Lk.) Fr., 1832. – Syst. Mycol., 4, 430

Обычно микопаразитные грибы. Гифы стелющиеся, септированные, широко распростертые, образующие дерновинки. Спороносные ветви короткие, простые или разветвленные, на их концах образуется бластоспора, сначала маленькая, тонкостенная, затем значительно увеличивающаяся в размерах и покрывающаяся толстой двойной оболочкой, усеянной мелкими шипиками и бородавками. Наряду с этим у некоторых видов образуется второе конидиальное спороношение по типу фиалоспор.

Ключ для определения видов

1. Конидии до 20 мкм 2
– Конидии до 30 мкм, красновато-бурые . . . . S. curvisetum
– Конидии до 30 мкм, золотисто-желтые . . . . S. macrosporum

– Конидии крупнее 30 мкм . . . . S. chlorinum
2. Конидии шаровидные 3
– Конидии продолговатые, собраны кучками . . . . . S. ampullosporum
– Конидии продолговатые, одиночные . . . . S. tulasneanum
3. Конидии желтоватые или буроватые . . . . S. mucorinum
– Конидии желто-золотистые . . . . S. chrysospermum

S. ampullosporum Damon, 1952, – Mycologia, 44, 91

Колонии сначала белые, затем золотистые. Гифы рассеянные или собранные в тяжи. Хламидоспоры шаровидные или почти шаровидные, с многочисленными бородавочками, 10–22 (обычно 13–18) мкм. Конидиеносцы восходящие или прямые, септированные, бесцветные; концы ветвей беловатые. Второе спороношение в виде коротких боковых веточек-фиалид и конидий на их вершинах. Конидии ампуловидной формы, узловатые, длинные, бесцветные, 10–20 X 5–7 мкм, собраны на вершинах веточек в небольшие кучки (рис. 10,*а*).

На Boletus edulis около Москвы (441).

S. chlorinum (Tul.) Damon, 1952. – Mycologia, 44, 95

Syn. Lejospium aureum Sacc. et Fautr., 1900. – Bull. Soc. Mycol. Fr., 16, 24

Гифы обычно внутри субстрата или на поверхности, тесно прижатые, бесцветные, септированные, 2–6 мкм. Конидиеносцы прямые или восходящие, бесцветные, септированные. Конидии различной формы, чаще шаровидные, с гладкой оболочкой, 2–14 X 1–6 мкм. Хламидоспоры образуются на коротких веточках гиф, усеченно-эллипсовидные или усеченно-яйцевидные, 26–42 X 9–16 мкм. На агаре Чапека колонии бурые, простирающиеся, состоящие из реденькой сеточки гиф, по бокам которых образуются клиновидные спороносцы с одиночными буроватыми конидиями, 18–40 X 16–25 мкм (рис. 10,*б*).

В пустулах ржавчин на листьях ежевики на о-ве Сахалин.

S. chrysospermum (Bull.) Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 438

Syn. Sporotrichum fungorum Lk., 1818. – Jahrb. Gewächsk., 1, 170; =Sepedonium mycophilum Lk., 1809. – Mag. Ges. Nat. Fr. Berl., 3, 18

Дерновинки распростертые, часто покрывают всю поверхность хозяина, вначале белые, с возрастом золотисто-желтые. Гифы ползучие, септированные, ветвящиеся, толстоватые, несущие по всей длине многочисленные боковые, простые или древовидно- и кистьевидно-разветвленные спороносные веточки. Хламидоспоры многочисленные, поодиночно расположенные на концах коротких веточек, шаровидные, желтые или золотисто-желтые, толстостенные, бородавчатые, 13–17 мкм в диаметре. Второй тип спороношения представлен клиновидными фиалидами с одиночными продолговатыми эллиптическими или грушевидными бесцветными спорами на вершине, сильно различающимися по величине, 12–25 X 5–8 мкм. Колонии на агаре Чапека растут плохо, а на сусле-агаре растут лучше – белые, затем золотисто-желтые, бархатистые с пушистой нарастающей зоной. Плохо сохраняется в лиофилизированном состоянии, а на косяках требует пересевов 2–3 раза в год (рис. 10,*в*).

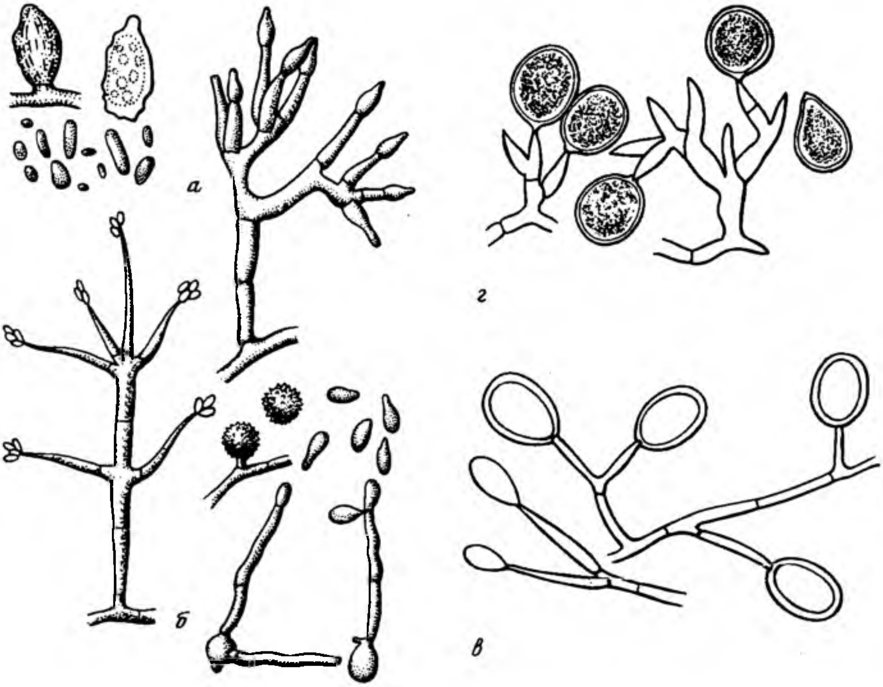


Рис. 10. Конидиеносцы и споры Sepedonium; *а–б* – по Damon, 1952; *в–г* – ориг.
а – S. ampulosporum; *б* – S. clorinum; *в* – S.macrosporum; *г* – S.chrysospermum

На многих видах шляпочных грибов, повсюду. Выделен с Clitocybe clavipes (16), C. fumosa (362), Xerocomus subtomentosus (385), Russula foetens (409), Lactarius sp. (450) около Москвы.

S. curvisetum Harz, 1871. – Bull. Imp. Nat. Moscou, 44, 110

Обычно паразит внутри гиф хозяина, после гибели которого развивает поверхностный, рассеянный мицелий. Гифы ползучие, нитчатые, слабо разветвленные. Конидиеносцы приподнимающиеся, короткие, обычно согнутые. Конидий одиночные или по три штуки на вершине веточек, шаровидные, сначала гладкие, затем бородавчатые, толстые, 25–26 мкм в диаметре, сначала бесцветные, затем красноватые. С возрастом бородавочки частично отпадают. На агаре Чапека колонии распростертые в виде рассеянного мучнистого налета с легким опушением. Гифы 2,5–8 мкм в сечении. Конидиеносцы простые или вильчато-разветвленные, 50–80 мкм длины, обычно слегка коленчато-изогнутые, заостренные у вершины и здесь несущие по одной овальной или яйцевидной, светло-буроватой конидии, 16–30 X 14–23 мкм.

На Plasmopara viticola в Молдавии.

S. macrosporum Sacc. et.Cav., 1900. – Nuovo Giorn. Bot. Ital., 7, 305

Колонии простирающиеся, мучнистые, бледно-желтые. Гифы нитевид-

ные,-ветвистые, 3–4 мкм в сечении. Конидии шаровидные, золотисто-желтые или почти красновато-желтые, 22–25 мкм, возникают на коротких бесцветных веточках (рис. 10, *г*).

На Erysiphe cichoracearum, на вьюнке около Одессы (260).

S. mucorinim Harz, 1871. – Bull. Soc. Imp. Nat. Moskou, 44, 110

Гифы тонкие. Спороносные веточки короткие, простые. Конидии одиночные или по три штуки, шаровидные, сначала гладкие, бесцветные, затем грязновато-красно-коричневые, шиповатые, 17–18 мкм. На агаре Чапека колонии паутинистые, быстрорастущие, серые. Гифы ползучие, слабосептированные, коленчатые или неравнобокие, бесцветные, 3–6 мкм в сечении. Приподнимающиеся веточки, прямые, толстостенные, дымчатые, с боковыми простыми или раздвоенными клиновидными спороносными ответвлениями, 18–50 мкм длины, несущими по одной бурой овальной конидии, 18–22 X 12–20 мкм, с двойной гладкой оболочкой.

На Pyricularia oryzae в Приморском крае.

S. tulasneanum Plowr. ex Sacc., 1886, Syll., 4, 148

Колонии простирающиеся, цвета охры или светло-оливковые. Гифы скудносептированные, почти бесцветные. Конидии продолговатые, заостренные на вершине, мелкобородавчатые, желтоватые, 16–20 X 10 мкм. На агаре Чапека колонии буроватые, стелющиеся, изреженные, слегка мучнистые. Гифы буроватые, септированные, слабоветвистые, 2,5–4 мкм в сечении, с отдельными клетками, формирующимися в округлые хламидоспоры, обычно с гладкой тонкой оболочкой, изредка с утолщенной и бородавчатой. Воздушные веточки на концах несут грушевидные или эллиптические, одноклеточные, одиночные споры буроватого цвета, с гладкой или слегка точечной оболочкой, 7–18 X 7–10 мкм. Такие же споры иногда образуются и интеркалярно на воздушных веточках гиф.

На видах рода Boletus [Васильков, 1951] и Fomes fomentarius около Москвы (171).

Р о д Trichothecium Lk. ex Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 427

Один вид.

T. roseum (Pers.) Lk. ex S.F. Gray, 1832. – Syst. Mycol., 3, 427

Syn. Trichoderma roseum Pers., 1801. – Syn. Meth. Fung., 231; =Trichothecium candidum Wallr., 1833. – Fl. Crypt. Germ., 2, 285; =Tr. mutatum Jungh., 1838. – Fl. Crypt. Javae, Batav., 4; =Tr. obovatum Sacc., 1886. – Syll., 4, 179; =Tr. helminthosporii Sacc., 1886. – Syll., 4, 179; =Tr. arrhenopum Drechs., 1943. – Phytopatol., 33, 232; =Tr. polyctonum Drechs., 1952. – Mycologia, 44, 550

Колонии простирающиеся, бархатистые, сначала белые, затем розовые или красновато-розовые. Конидиеносцы 120–130 X 4–5 (около вершины 0,6–2) мкм. Конидии грушевидные, иногда слегка перешнурованные и к основанию слегка вытянутые, 12,5–23 X 7,5–11 мкм, отшнуровываясь по одной, собираются в головку на вершине конидиеносца, в массе розовые. Аппрессории мешковидные или булавовидные, 8–18 X 5–6 мкм (рис. 11). Имеются сведения о значительной изменчивости признаков гриба [Сидорова, 1971; Максимова, Раидахассан, 1975; Смирнова, 1977].

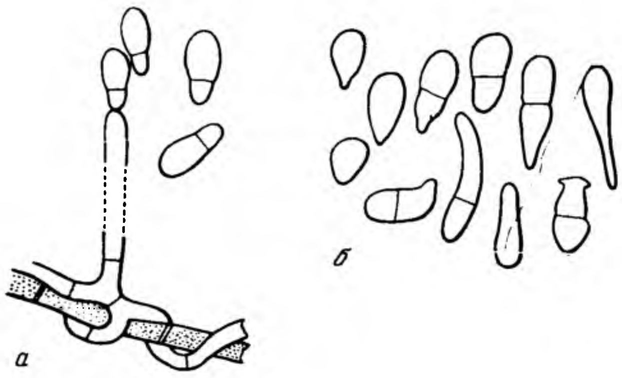


Рис. 11. Trichothecium roseum
а – микопаразитный мицелий на гифе хозяина; *б* – модификация конидий в старых коллекционных культурах (ориг.)

На различных грибах, повсюду. Выделен с Plasmopara viticola в Крыму (1), Schizophyllum sp. в Афганистане (2), Ovularia monosporia около Одессы (3), Erysiphe communis в Молдавии (15), Polyporus sp. на Сахалине (22), Puccinia graminis около Москвы (45), Cytospora capitata на Кавказе.

Род Acladium [Lk.) Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3

Мицелий обычно дерновинчатый. Конидиеносцы прямостоячие, несептированные. Конидии одноклеточные, бесцветные, прикрепленные к бокам конидиеносца с помощью коротких стеригм или рубчиков.

Ключ для определения видов

1. Колонии ворсистые . . . . A. fimbriatum
– Колонии паутинистые или бархатистые 2
2. Конидии шаровидные . . . . A. dubium
– Конидии эллиптические . . . . A. curvatum

A. curvatum Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 87

Образуются темные некротические пятна на шляпке хозяина, и на поверхности их развивается белый мицелий. Конидиеносцы простые, тонкие, слегка согнутые. На агаре Чапека колонии простирающиеся, войлочные, белые, затем розоватые, слегка мучнистые. С оборотной стороны темно-красные. Конидиеносцы простые, короткие. Конидии эллиптические, 7–10 X 4–5 мкм.

На Omphalia sp., около Москвы (135).

A. dubium (Pers.) Hunghes, 1958. – Canad. J. Bot., 36, 731

Syn. Trichoderma dubium Alb. et Schwein., 1805, Conspect : 136

Колонии в пустулах ржавчины паутинистые, белые, затем буроватые. Конидии шаровидные, с буроватой оболочкой. На агаре Чапека колонии широко простирающиеся, рыхловойлочные, белые. Оборотная сторона

розоватая и частично светло-красная. Конидиеносцы 25–40 X 3–4 мкм, простые и с веточками, отходящими под прямым углом или собранными мутовкой. Конидии шаровидные, 5–6 мкм, прозрачные, с рельефной оболочкой, собраны в верхней части конидиеносца.

На Puccinia sp., около Москвы (224).

A. fimbriatum Rudak. sp. nov.

Гифы бесцветные, септированные, 1,5–2 мкм в сечении. Колонии белые, затем сереющие, дерновинчатые, ворсистые. Конидиеносцы по бокам гиф и ворсинок, простые; 10–15 X 2–2,5 мкм, без перегородок, с короткими зубчиками по бокам в верхней части. Конидии одноклеточные, с гладкой оболочкой, бесцветные, яйцевидные, со слегка суженным одним концом, 2–3 мкм в диаметре (рис. 9, *а*).

На Erysiphe graminis, около Москвы (37).

D e s c r i p t i o. Coloniae albo-griseolae, expansa, superficalis, setiferum. Hyphae hyalina, septum, 1,5–2 μ crass., contextae. Conidiophorae 10–15 X 2–2,5 μ, simplex, continua, apicale dentata. Conidia hyalina, ovatae 2–3 μ.

Typus: URSS, peri Moscow, st. Vjazema, et coloniae Erysiphe graminis. Specimen coloniae typicum WKM MF-37

Род Jacobia Arnaud, 1951. – Bull. Soc. mycol. Fr., 67, 195

Один вид.

J. conspicau Arnaud, 1951. – Bull. Soc. mycol., Fr., 67, 195

Конидиеносцы до 70–100 мкм высоты, бесцветные, рассеянные, простые, у основания несколько расширенные, сверху образующие обычно три бобовидных стеригмы, по бокам которых на тонких ножках крепятся одноклеточные, эллиптические, бесцветные конидии, 6–8 X 2–3 мкм, скопляющиеся в желатиновидные головки (рис. 12).

На Puccinia coronata около Москвы (479).

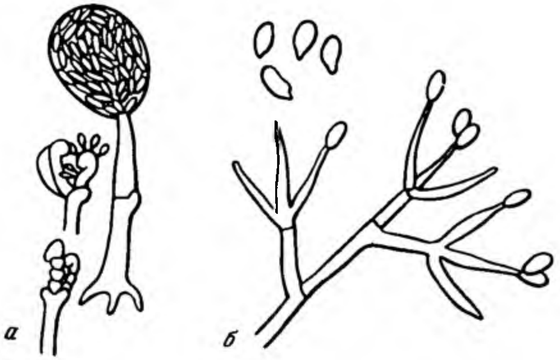


Рис. 12. а – Jacobia conspicua [по Arnaud, 1951]; *б* – Monosporium agaricinum (ориг.)

Род Beauveria Vuill., 1912. – Bull. Soc. Bot. Fran., 59, 34

Один вид.

B. bassiana (Bals.) Vuill., 1912. – Bull. Soc. Bot. Fran., 4, 12, 40.

Syn. Spicaria densa (Lk.) Vuill., 1910. – Bull. Soc. Nancy, 3, 2, 153; ≠Botrytis basiana Bals., 1835. – Criv. Bibl. Ital., 79, 127; =Beauveria densa (Lk.) Picard., 1914. – Ann. Ecol. Nat. Agr. Mont., 13, 200

Колонии белые, войлочные или бархатистые, простирающиеся. По бокам основной ветви конидиеносца крепятся бутыльчатые стеригмы, часто собранные венчиком. На вершинах они утонченные и часто зигзагообразно-согнутые или с 2–3 короткими цилиндрическими щетинками. Конидии образуются на каждой ступеньке, прикрепляясь при помощи тонкой щетинки, шаровидные, 2–3 мкм.

На Cladosporium herbarum около Москвы (80).

Род Tritirachium Limber

Один вид.

Tritirachium sp.

Грибница развивается в теле трутовиков, не вызывая внешних признаков болезни, затем покрывает гимений тонким, светло-бурым налетом. Гифы бесцветные. Конидиеносцы буроватые, септированные, оканчиваются мутовкой спороносных ампуловидных веточек с длинной тонкой зигзаговидной вершиной. На каждом уступе имеется маленькая спороносная бородавочка. Конидии одноклеточные, бесцветные, сорбаны колосьевидно.

На агаре Чапека колонии округлые, бархатистые, серовато-бурые. Конидиеносцы прямостоячие, 4–2,5 мкм в сечении, метулы 15–12 мкм длиной, стеригмы 13–15 мкм длиной, буроватые, с кистьевидными, мутовчатыми спороносными светлыми веточками, 13 X 3–2,5 мкм, на длинной вершине которых колосьевидно собраны округлые конидии, 3–5 мкм, с маленьким зубчиком у основания. При просмотре колонии при небольшом увеличении микроскопа конидиеносцы напоминают кисточки видов рода Penicillium.

На видах родов Fomes и Polyporus около Москвы (128, 512).

Род Rhinotrichum Cda., 1837. – Icon. Fung., 1, 17

Конидиеносцы более или менее дифференцированные, со спороносными выступами в верхней части.

Ключ для определения видов

1. Конидии до 8 мкм . . . . R. alterosum
– Конидии крупнее . . . . R. aureum

R. alterosum Viegas, 1946. – Bragantia, 6, 391

Колонии белые, шерстистые, простирающиеся. Гифы 2–3 мкм в сечении, собранные в тяжи, формируют коремиальные пучки. Конидиеносцы простые или ветвистые, септированные или только с одной перегородкой у основания, прямые или слегка изогнутые, 10–30 мкм длины. Споры

возникают на бородавочках по бокам конидиеносца или акрогенные, бесцветные, шаровидные, с короткой ножкой, с гладкой, мелкоточечной или бородавчатой оболочкой, 6–8 мкм в диаметре. На сусло-агаре колонии белые, клочковатые, простирающиеся. Гифы 4–9 мкм в сечении, с темными рельефными перегородками. Конидиеносцы до 60 мкм длиной. Первая конидия возникает в результате набухания и отчленения верхушки конидиеносца, а последующие – путем отпочкования от бородавочек по бокам около вершины конидиеносца (рис. 13, *б*).

Внутри плодовых тел видов рода Polyporus около Москвы.

R. aureum Cke. et Mass., 1889. – Gervillea, 18, 27

Колонии покрывают поверхность хозяина мощным клочковатым бурым налётом. Конидиеносцы бесцветные, простые, в верхней части с коническими спороносными выступами, 1–1,5 мкм. Конидии 10–15 мкм, возникают непосредственно на спороносных выступах или на последних предварительно образуются цилиндрические продолговатые клетки, несущие на своих вершинах конидии, собранные в гроздь. Конидии продолговатые, одиночные или образуют короткие (2–3-членистые) цепочки (рис. 13, *а*). На агаре Чапека мицелий рассеянный, скудный, буроватый.

На гниющих трутовиках. Выделен с Fomes fomentarius около Москвы (383).

Р о д **Asterophora** Ditmar, 1809, – Schraders Neres J.f. Bot., 3,56

Один вид.

A. lycoperdoides (Bull.) Ditmar ex S.F. Gray, 1829, – Sist. Myc., 3,26

Конидии звездчатые или неправильной формы, 18–24 мкм, образуются на коротких боковых веточках мицелия.

На видах рода Russula, Nyctalis (Мазейлатис, 1961).

Р о д **Haplaria** Lk. ex Wallr., 1833. – Crypt. Germ., 2,286

Одни вид.

H. repens Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 87

На одних хозяевах мицелий эндогенный, вызывающий черный некроз гимения хозяина, на других – простирается по поверхности, оливковый. На агаре Чапека колонии белые, плотные, 1–2 см в поперечнике, на оборотной стороне – светло-желтые. Гифы 1,5–2,5 мкм в сечении. Конидиеносцы 15–200x2–3 мкм, мутовчато- или почти кистевидно разветвленные. Веточки цилиндрические, с почковидными или пальчатовидными спороносными клетками, 4–6x2,5 мкм. Конидии светлиые, яйцевидные, 2,5–3 мкм, с рубчиком у основания.

На трутовиках. Выделен с Polyporus sulphureus около Москвы (142).

Р о д **Stephanoma** Wallr., 1833. – Fl. Crypt. Germ., 2,269

Один вид.

S. strigosum Wallr., 1833. – Fl. Crypt. Germ., 2, 269

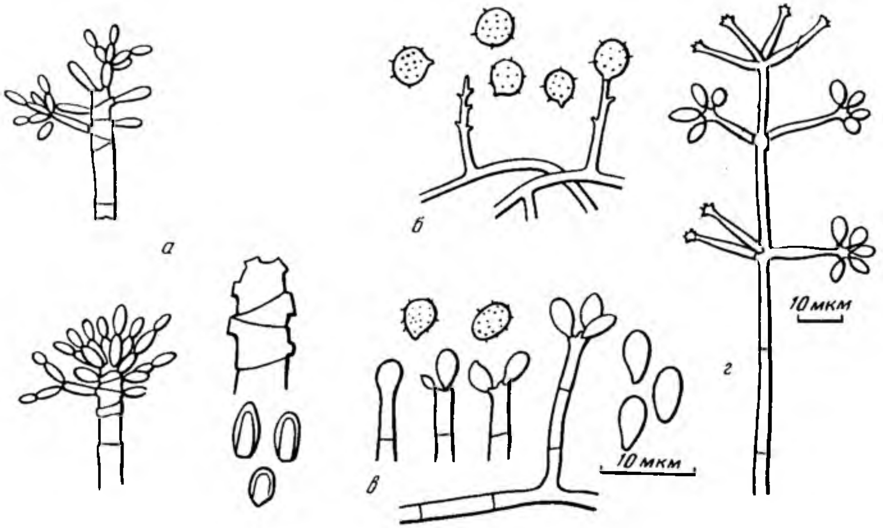


Рис. 13. а – Rhinotrichum aureum, справа строение вершины конидиеносца и спор (ориг.) ; *б* – R.alterosum [по Viegas, 1946] ; *в* – спорогенез у R.alterosum (ориг.) ; *г* – Calcarisporium arbuscula (ориг.)

Мицелий покрывает апотеции хозяина. Конидиеносцы короткие, ветвистые. Конидии округлые, с шестью полукруглыми выступами. Центральная клетка 14 мкм, а вместе с выступами – 21–30 мкм. На этих же конидиеносцах возникают гладкие эллиптические конидии, 17x5 мкм. Сумчатая стадия – Hypomyces pezzizae.

На Lachnea hemisphaerica на Украине [Коваль, 1964].

Род **Sympodiophora** G. Arnold, 1970. – Nova Hedwigia, 19, 301

Один вид.

S. stereicola G. Arnold, 1970. – Nova Hedwigia, 19, 301

Вершины веточек конидиеносцев снабжены коническими выступами 1,5–4x2,5 мкм, на которых образуются конидии. Конидиеносец продолжает расти, образуя новый выступ с конидией и формируется симподиальная гроздь. Конидии бесцветные, овальные или почти грушевидные, одно-двуклеточные, 12–25x5–7 мкм, у основания с рубчиком.

На Stereum hirsutum в Ленинградской обл.

Род **Botrytis** Micheli ex Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 393

Мицелий белый, серый или оливковый. Конидиеносцы светло-буроватые, простые или разветвленные. Конидии одноклеточные, собраны в гроздьевидные кучки, округлые или продолговатые, бесцветные, дымчатые или светло-буроватые. Морфогенез этих грибов рассмотрен ранее [Рудаков, 1959а].

Ключ для определения видов

1. Конидиеносцы слабоветвистые 2
— Конидиеносцы значительно ветвистые ....B. cinerea
2. Конидии собраны на вершине и по бокам конидиеносца .... B. gonatobotryoides
— Конидии собраны около вершины конидиеносца .... B. tephroidea

B. cinerea Pers. ex Fr., 1832. — Syst. Mycol., 3, 396

Гифы бесцветные, серые, оливковые или зеленоватые, 2—10 мкм в сечении. Конидиеносцы оливковые или светло-коричневые, 6—25 мкм толщиной и 0,3—2 мм длиной, часто многоярусные, дихотомически разветвленные. Веточки первого порядка обычно 50—150x9,5—12,5 мкм, а второго — 20—30x7,6—9 мкм. Конидии яйцевидные, эллиптические или почти шаровидные, с гладкой оболочкой, 9—15x5,6 мкм, одиночные, почти бесцветные, а в кучках — оливковые, вырастают на густо сидящих стеригмах. На агаре Чапека колонии пушистые, серые, образующие черные склероции. Конидиеносцы около 12 мкм в сечении. Конидии 10—13x6—7 мкм.

Многие формы вида являются паразитами высших растений, вызывая серую гниль, но известны также микофильные формы на эпидиях ржавчинников и на различных других грибах. Изучены культуры, выделенные с эпидий Puccinia coronata на крушине около Москвы, Polyporus sp. около Батуми и Fomes fomentarius около Москвы (155).

B. gonatodotryoides Cke. et Mass., 1887. — Grevilea, 16, 79

Колонии светло-серые, простирающиеся по поверхности хозяина. Конидиеносцы собраны группами (но не пучками), прямостоячие или согнутые, простые или вильчато-разветвленные, септированные, светлые или бледно-оливковые, на вершине с пучками пальчатовидных конидиеносных выростов. Конидии эллиптические, тесно расположенные, бесцветные, 15x7—8 мкм, собранные клубочками на вершине и по бокам конидиеносца. На агаре Чапека колонии паутинистые, светлые. Гифы переплетенные, анастомозирующие, 4—7 мкм в сечении. Конидиеносцы до 500—700x10 мкм. Конидии собраны в плотные гроздевидные кучки на вершинах коротких цилиндрических веточек или непосредственно по бокам конидиеносца, где сначала возникает несколько базальных клеток, вверху дающих по нескольку выпячивающихся отростков, простепенно формирующихся в конидии. Базальные клетки, продолжая удлиняться, септируются, образуя новую веточку или остаются в виде укороченной грушевидной споры. Конидии эллиптические или несколько удлиненные, 10—18x7—10 мкм, одноклеточные, иногда удлиняются и септируются, формируя в верхней части новую гроздь конидий. В культурах образуется масса мелких склероциев. При длительном хранении и пересевах выщепляются неспорулирующие клоны. У других наблюдается деформация спорулирующего аппарата.

На Fomes sp. в Крыму, на Aureobasidium caulivorum (206) и Lactarius rufus (205) около Москвы.

B. tephroidea Sacc. et Ell., 1883. – Journ. of Mycol., 105

Колонии пепельно-серые, нежные, простирающиеся. Конидиеносцы скудно разветвленные. Веточки прямые, с тупыми концами. Конидии продолговато-эллиптические, 8–9x4,5 мкм. На агаре Чапека конидиеносцы удлиненные, многоэтажные. По кромке колонии формируются многочисленные склероции.

На Erysiphe graminis около Москвы и в Киргизии (51).

Р о д **Botryoxylon** Ciferri, 1962. – Atti. Ist. bot. Univ. Pavia, Ser. 5, 19, 97

Один вид.

B. geniculatum (Cda.) Ciferri, 1962. – Atti. Ist. bot. Univ. Pavia, ser. 5, 19, 97

Syn. Botrytis geniculata Cda., 1839. – Pracht. Fl., 36; =Botrytis sylvatica Malenson., 1952. – Rev. de Mycol. Suppl. Cl., 13

Конидиеносцы 200–300x4–6 мкм, бесцветные, ветвистые, септированные. Веточки с верхушечным шаровидным или булавовидным вздутием, 7–12x4–6 мкм. Стеригмы 1,5 мкм длины. Конидии овальные или эллиптические, гладкие, одноклеточные, желто-буроватые, 5–7x2,5–3,5 мкм. На сусло-агаре мицелий широко простирающийся, буроватый, образующий черную склероцевидную строму. Конидиеносцы скудные, 300–500x8–10 мкм. Воздушные гифы интенсивно ветвятся, образуя компактные кисточки бесплодных пальцевидных отростков, которые с возрастом распадаются на оидии. Известна сумчатая стадия, относящаяся к роду Hypoxylon.

На Fomes fomentarius, Erysiphe graminis, Aureobasidium caulivorum около Москвы (363).

Р о д **Cylindrocephalum** Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 103

Один вид.

C. stellatum (Harz) Sacc., 1886. – Syll., 4, 64

Syn. Cephalosporium stelatum Harz, 1871. – Bull. Soc. Nat. Moscou, 44, 118

Мицелий ползучий, паутинистый, нежный, белый. Конидиеносцы прямостоячие, короткие, простые, 8–15x1,5 мкм, расширенные у вершины. Конидии цилиндрические, 4–5x1,5–2 мкм, по 6–15 штук на каждом конидиеносце, располагаются в виде звездчатых головок. На агаре Чапека колонии простирающиеся, низкие, мучнисто-бархатистые, белые. Гифы рассеянные, по бокам образуют простые конидиеносцы, на вершине которых крепятся цилиндрические или удлиненно-эллиптические конидии, 4–8x2,5–3 мкм. На месте созревших конидий постепенно вырастают новые, а первые собираются в кучки, иногда заключенные в слизь.

На Phytophthora infestans около Москвы (33).

Р о д **Calcarisporium** Preuss, 1851, Linnaea, 24, 124

Мицелий хорошо развитый, ветвистый. Конидиеносцы прямостоячие, спетированные, с мутовчатыми веточками, с расширенными окончаниями и здесь снабженными мелкими бородавками, на каждой из которых

возникает по одной одноклеточной светлой конидии, с рубчиком у основания.

Ключ для определения видов

1. Склероции имеются . . . . C. arbuscula
– Склероции отсутствуют . . . . C. griseum

C. arbuscula Preuss, 1851. – Linnaea, 24, 124

Syn. Calcarisporium antibioticum Haller. et Loeffer, 1969. – Arch. Microbiol., 65, 184

Колонии покрывают поверхность хозяина светлым мучнистым налётом (см. рис. 2,*в*). Гифы бесцветные, септированные. Конидиеносцы прямые, мутовчато-разветвленные, до 1000 мкм длиной. Конидии цилиндрические, 4–8,5х1,5–3 мкм (см. рис. 13, *г*). На агаре Чапека склероции многочисленные, обычно шаровидные, 200–300 мкм.

На макромицетах, повсюду. Выделен с Armilaria mellea (251), Lactarius rufus (259), L. vellereus (269), Clitocybe gilva (413) около Москвы, Microsphaeria alphitoides на Кавказе и Pluteolus reticulatus около Серпухова (452).

C. griseum Speg., 1902. – Mycet. argent ser. 2, 86

Образует нежный сероватый мицелий, полностью заполняющий полость гимения трутовиков корочковидным налетом. На агаре Чапека гифы ползучие, септированные, бесцветные, с гладкой оболочкой, 8–10 мкм в сечении. Конидиеносцы прямостоячие, 100–150х7–8 мкм, прямые, ветвистые, с редкими перегородками. Стеригмы 25–30х6–7 мкм, цилиндрические, с притупленными вершинами, снабженными маленькими бородавочками. Конидии яйцевидные, бесцветные, с гладкой оболочкой, внизу заостренные, 12–0х8–10 мкм.

На видах родов Fomes, Polyporus, повсюду.

Род **Gonatobotrys** Cda., 1839. – Pracht. Fl. Erop. Schimm., 9

Один вид.

G. flava Bon., 1851, Handb. allg. Mykol.:105.

Колонии желтоватые. Кониденосцы простые, 8–9 мкм в сечении, с многочисленными расширенными клетками, усеянными спирально расположенными зубчиками. Конидии продолговатые, к основанию слегка заостренные, 18–22х10–12 мкм, бесцветные, затем светло-желтые, поодиночке крепятся к поверхности вздутых клеток при помощи зубчиков. На агаре Чапека образуется скудный светлый паутинистый мицелий, с возрастом желтеющий.

На Alternaria alternata в Киргизии.

Род **Arthrobotrys** Cda., 1839. – Pract. Fl., 43

Один вид.

A. longispora Preuss, 1853, Linnaea, 26, 708

Колонии развиваются в пустулах ржавчины. Конидиеносцы прямостоячие, ветвистые, 4–12 мкм в сечении, в верхней части с короткими боковыми веточками, несущими грозди удлиненных одно-, двуклеточ-

ных конидий, 10–20×5–10 мкм. На агаре Чапека колонии простирающиеся.

В уредопустулах ржавчины злаков около Москвы.

Род Hyalopus Cda., 1838. – Icon. Fung., 2, 16

Мицелий скудный, обычно субстратный. Конидиеносцы короткие, простые или с одной боковой веточкой, с тупыми или слегка расширенными вершинами.

Ключ для определения видов

1. Конидии шаровидные .... H. mycophilus
– Конидии продолговатые .... H. parasitans

H. mycophilus Cda., 1838. – Icon. Fung., 2, 16

Мицелий эндогенный, вызывающий черный некроз шляпочных грибов, на поверхности которых затем образуется тонкая, рассеянная поверхностная грибница сине-зеленоватого цвета. Конидиеносцы на вершине головчато-расширенные. Конидии почти шаровидные, собраны в белые или зеленоватые слизистые головки. На агаре Чапека паутинистые, простирающиеся, сверху белые, на оборотной стороне красные. Конидиеносцы простые или вильчатые, 8–20×3,5–5 мкм, с тупыми или расширенными вершинами. Конидии в кучках по 3–5 штук, округлые или яйцевидные, со слегка оттянутым рубчиком, 4–8 мкм.

На видах рода Clitocybe около Москвы (280).

H. parasitans Berk. et Curt., 1874. – Grevillea, 3

Колонии покрывают гимений трутовиков, белые, мучнистые. На агаре Чапека колонии слаборастущие. Гифы 1,5–3 мкм в сечении. Конидиеносцы 2,56×1,2–3 мкм. Конидии яйцевидные, эллиптические или бобовидные, 2,5–5×1,5–2,5 мкм.

На Fomes fomentarius около Москвы.

Род Acremonium (Lk.) Fr., 1821. – Syst. Mycol., 1, 46

Конидиеносцы простые, прямые, с заостренной вершиной, где поочередно возникают одиночные бесцветные или светлоокрашенные конидии шаровидной или яйцевидной формы, собирающиеся в небольшие головки. В культурах иногда образуются цепочки спор [Lutey, 1962]. У некоторых видов обнаружены вирусы [Day, Ellis, 1971]. Имеются различные суждения о систематике данного рода. Мы использовали разработку, предложенную Гамсом [Gams, 1971].

Ключ для определения видов

1. Конидии менее 2 мкм толщины 2
– Конидии крупнее 3
2. Конидии палочковидные .... A. bactrocephalum
– Конидии картофелевидные .... A. incrustatum
3. Колонии с розоватыми оттенками 4
– Колонии с желтыми и буроватыми оттенками 6
– Колонии серые .... A. hansfordii

4. Колонии ворсистые . . . . A. arxii
– Колонии бархатистые или слизистые 5
5. Конидии 4,9–6,5x2,6–4,1 мкм . . . . A. roseogriseum
– Конидии 5–8x1,5–2,7 мкм . . . . A. zonatum
– Конидии 2–8x1,5–4 мкм . . . . A.butyri
6. Колонии войлочные . . . . .A. crotocinigenum
– Колонии пленчатые, в центре ворсистые . . . . A. alternatum
– Колонии слизистые . . . . A. cymosum

A. alternatum Lk. ex S.F. Gray, 1821, Nat. Arrang. Br., 1, 150

Колонии на хозяевах в виде тонкой белой пленки, распростертые. На агаре Чапека колонии 1–2 см в поперечнике, белые или с возрастом охряные, в центральной части ворсистые. Фиалиды простые, у основания расширенные, сверху уточненные, бесцветные, одноклеточные, 16–38x1,2–2,5 мкм, вершина 0,5–1 мкм в сечении. Конидии собраны цепочкой или в слизистых головках, 4,3–5x1,9–2,1 мкм, но отдельные также 6–15x5–10 мкм (рис. 14,*б*).

На различных видах грибов, повсюду. Нами выделен с Puccinia coronata (19), Phytophthora infestans (94, 99, 220), Fusarium oxysporum (134), Polyporus sulphureus около Москвы (461), Plasmopara viticola (230) в Молдавии, Pyricularia oryzae (127) около Уссурийска, Microsphaera alphitoides на Кавказе (285).

A. arxii W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schim. (Hyphom), 123

Колонии 1–1,6 см в поперечнике, волокнистые или щетинистые, светло-розоватые. Конидиеносцы ветвистые, гладкие или около основания мелкошиповатые. Фиалиды прямые, 3,5–60x1,7–3 мкм, около вершины 1–1,3 мкм. Конидии собраны в слизистые головки, веретеновидные, прямые или изредка согнутые, 5,5–7,7 (9)x4,6–5,5 мкм (рис. 14,*а*).

На Puccinia coronata, Erysiphe graminis, Phytophthora infestans, Fomes fomentarius около Москвы (119).

A. bactrocephalum W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm (Hyphom.), 44

Колонии 1,5–1,8 см в поперечнике, порошистые или слизистые, в центральной зоне ребристые, с широким волокнистым краем, белые или розоватые. Фиалиды простые, тонкие, 20–45 мкм длиной, у основания 1,5–1,7 мкм, у вершины 0,4–0,4 мкм в диаметре. Конидии палочковидные и удлиненно-веретеновидные, иногда согнутые, 2,5–6x0,6–1,5 мкм.

На Erysiphe graminis в Средней Азии (143).

A. butyri (Beyma) W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm. (Hyphom.), 126

Syn. Cephalosporium mycophilum (Cda.), Tubaki, 1955, Nagaoa, 5 (non Hyalopus mycophilus Cda.)

Колонии в виде нежного белого налёта на гимении хозяев. На агаре Чапека колонии 1–3 см в поперечнике, мелкобархатистые, светлые, бледно-розовые, желтоватые или фиолетовые. На оборотной стороне с красноватыми участками. Конидиеносцы простые или вильчатые, 20–45 (75)x1,8–

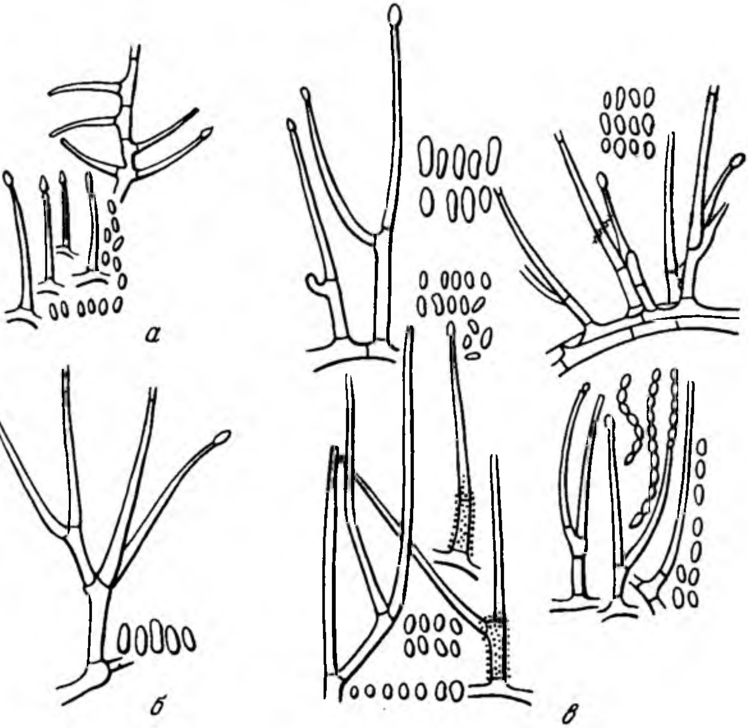


Рис. 14. Строение спороносного аппарата у видов рода Acremonium [по Gams, 1971]
а – A.arxii; *б* – A.alternatum; *в* – A.butyri

3,5 мкм, суживающиеся к вершине до 0,7–1,8 мкм, обычно с одной перегородкой. Оболочка гладкая, но у нижней клетки иногда мелкошиповатая. Конидии продолговатые, овальные, иногда неравнобокие, 3,5–5,8(10,3)x1,5–2,5 мкм (рис. 14,*в*). Известна сумчатая стадия – Nectria viridescens Booth.

На различных трутовиках и дискомицетах, повсюду. Выделен с Polyporus amorphus (398) и Fomes fomentarius (278) около Москвы.

A. crotocinigeum (Schol-Schwarz) W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm (Hyphom.), 112

Колонии желтоватые, стелющиеся или войлочные. Хламидоспоры 6–8(15) мкм. Конидиеносцы ветвистые, 125–165 мкм длиной. Фиалиды до 165 мкм длиной. Конидии 3–11x2–3 мкм. На сусло-агаре фиалиды простые или вильчатые, со слегка суженной вершиной. Конидии округлые, с рубчиком у основания, 4–10 мкм, образуются путем расширения вершины фиалиды и постепенного перешнуровывания до полного отделения клетки, группируются в слизистые головки (рис. 15,*а*).

На Fomes fomentarius около Москвы (407).

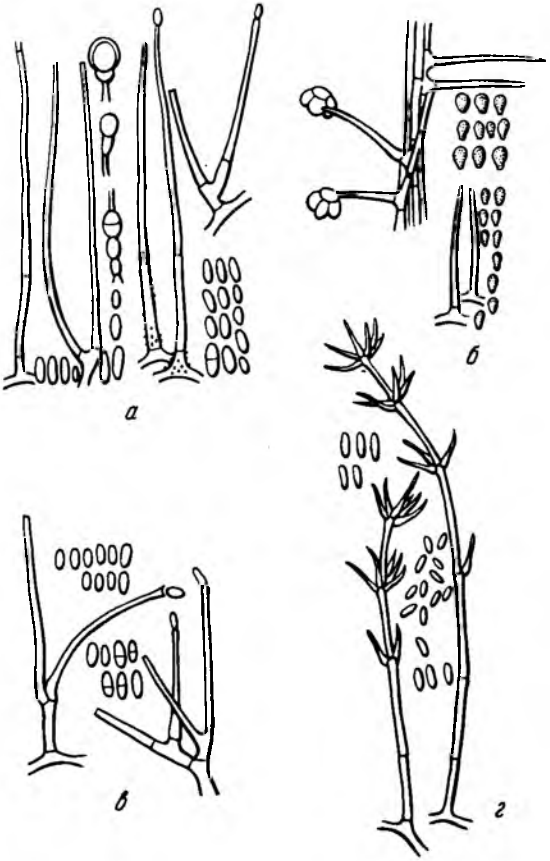


Рис. 15. а – Acremonium crotocinigenum; *б* – A.roseogriseum; *в* – A.zonatum; *г* – Verticillium fungicola [по Gams 1971]

A. cymosum W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm. (Hyphom.), 78

На поверхности гимения трутовиков плотный белый мелкобархатистый налёт. На агаре Чапека колонии простирающиеся, бархатистые, белые. Оборотная сторона желтоватая. На сусло-агаре колонии слизистые белые, затем оливковые. Конидиеносцы вильчатые. Отдельные веточки у основания мелкошиповатые. Фиалиды 30–70x2,5–3 мкм, заостренные. Конидии эллиптические или неравнобокие и слегка согнутые, 4–8,5x1,8–3 мкм, собраны в слизистые головки.

На Fomes fomentarius около Москвы (456).

A. hansfordii (Deighton) W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm (Hyphom.), 71

Syn. Pseudofusidim hansfordii Deighton, 1969. – Mycol. Papers, 188, 27

Колонии серые, плесневидные, заметные по краям гимения хозяина. Конидиеносцы простые, 13–28x3–4,5 мкм, заостренные. Конидии в

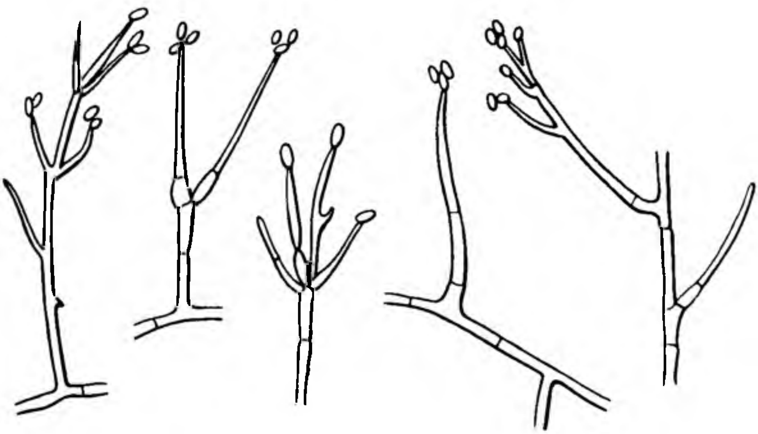


Рис. 16. Модификация конидидиеносцев у Acremonium hansfordii в старых культурах (ориг.)

кучках или коротких цепочках, яйцевидные и веретеновидные, 2,5–7х1,5–4 мкм. На агаре Чапека колонии мелкобархатистые, сверху серые, оборотная сторона темная. Иногда пигмент диффундирует в окружающий агар. Субстратные гифы грубые, буроватые, образуют хламидоспоры. Воздушные гифы нежные, часто собраны в тяжи. Конидии собраны в кучки, обычно без слизи. В старых коллекционных культурах наблюдается модификация спороносного аппарата (рис. 16), но морфология конидий не именяется.

На Fomes fomentarius около Москвы (122).

A. incrustatum W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm. (Hyphom), 80

На хозяине тонкий белый простирающийся мицелий. На агаре Чапека белые или кремовые. Фиалиды тонкие, согнутые, без перегородок, простые, 12–20х1,2–2 мкм, около вершины 0,5–0,6 мкм. Конидии собраны в слизистые головки, картофелевидные и неравнобокие, 2–2,3х1,4–1,8 мкм.

На Agaricus bisporus около Москвы (95).

A. roseogriseum (Saksena) W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm. (Hyphom), 87

На гимении трутовика тонкая изверженная белая грибница. На агаре Чапека колонии светло-розовые, часто с концентрическими черепицеобразно нарастающими зонами, 1,5–2,5 см в поперечнике. Гифы собраны в тяжи, от которых торчат многочисленные простые конидиеносцы, 25–35х2–2,5 мкм, суживающиеся к вершине до 1–1,5 мкм. Конидии продолговатые, эллиптические или неравнобокие, бесцветные, 4,9–6,5х2,6–4,1 мкм. Хламидоспор нет (рис. 15,*б*).

На Fomes fomentarius около Москвы.

A. zonatum (Sawada) W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm. (Hyphom.), 119

Syn. Cephalosporium eichhorniae Paduwick, 1946, – Mycol. Papers, 17, 10

Колонии стелющиеся или выпуклые, 1–4 см в поперечнике, розовые или белые, с тонким паутинистым, несколько уплотненным мицелием. Конидиеносцы простые или вильчато-разветвленные, 20–100x2–3,5 мкм. Фиалиды 20–65x1,7–2,8 мкм, около вершины суживающиеся до 1–1,5 мкм. Конидии одно- изредка двуклеточные, 5–8x1,5–3 мкм. Хламидоспор нет (рис. 15,*в*).

На Agaricus bisporus в Московском совхозе "Заречье" (85), Nectria cinnabarina около Москвы (323), Puccinia graminis на Кавказе и Erysiphe cichoracearum около Новосибирска.

Р о д **Spicaria** Harting, 1846. – Nieuwe Verh. Koninkl. Ned. Amst., 12, 226

Мицелий паутинистый или дерновинчатый, белый или светло-серый. Конидиеносцы мутовчато-разветвленные, несколько расширенные на вершине. Конидии округлые или продолговатые, в длинных цепочках, в культурах иногда собраны кучками.

К л ю ч д л я о п р е д е л е н и я в и д о в

1. Конидии 5–7x1 мкм . . . . S. valdiviensis
– Конидии 2–10x1,5–3 мкм . . . . S. mucoricola

S. mucoricola Speg., 1899. – Fungi Argent. novi vel critici, 333

Колонии рассеянные маленькими белыми подушечками на поверхности хозяина. Гифы 4–5 мкм в сечении. Конидиеносцы 100–500x2–3 мкм, с 3–4 веточками, 20–50x1,5–2 мкм. Конидии эллиптические или яйцевидные, 2–10x1,5–3 мкм, иногда с перегородкой. Известна сумчатая стадия – Melanospora mucoricola.

На Fomes fomentarius около Москвы.

S. valdiviensis Speg., 1910. – Fungi Chilensis, 181

Колонии простирающиеся, белые, обволакивающие мицелий хозяина. Конидиеносцы 25–30x1 мкм, простые и раздвоенные, согнутые, собраны пучками. Конидии цилиндрические, с как бы обрубленными концами, 5–7x1 мкм.

На Botrytis cinerea в Молдавии.

Р о д **Verticillium** Nees ex Wallr., 1883. – Fl. Crypt. Germ., 2, 301

Конидиеносцы прямостоячие, септированные, ветвистые. Фиалиды собраны мутовчато. Конидии шаровидные, эллиптические, яйцевидные или коротковеретеновидные, бесцветные или светло-окрашенные, одноклеточные, скопляются на концах стеригм в маленькие головки, обычно без слизи.

К л ю ч д л я о п р е д е л е н и я в и д о в

1. Конидии 2–4 мкм 2
– Конидии до 10 мкм 3
– Конидии до 15 мкм 6

2. Конидии 1,5–2x1 мкм . . . . V. microspermum
– Конидии 3–3,5x1,5–2 мкм . . . . V. marquandi
3. Конидии яйцевидные . . . . V. niveum
– Конидии продолговатые 4
4. Колонии кирпичного цвета . . . . V. vile
– Колонии светлые 5
5. Конидии 3–6x2–2,5 мкм, колонии ворсистые . . . . V. villosus
– Конидии 3–5x2–3 мкм, колонии волокнистые . . . . V. psalliotae
– Конидии 6–8x2–5 мкм . . . . V. berkeleyanum
– Конидии 6–7x2,5–3 мкм . . . . V. capitatum
– Конидии 4–6x3,5–5 мкм . . . . V. cercosporae
– Конидии 8–10x1,5 мкм . . . . V. compactiusculum
– Конидии 8,5–9x5,5–6 мкм . . . . V. discisedum
6. Конидии яйцевидные . . . . V. fungicola
– Конидии веретеновидные . . . . V. lamellicola
– Конидии продолговатые, колонии войлочные . . . . V. agaricinum

V. agaricinum (Lk.) Cda., 1838. – Icon. Fung., 2, 15

Колонии простирающиеся или войлочные, белые. Конидии 12–14x4–6 мкм [по Docea, Capetti, 1961, иногда двуклеточные]. На агаре Чапека колонии простирающиеся, иногда интенсивно окрашивают субстрат в вишневый цвет. Гифы 2–2,5 мкм в сечении. Конидиеносцы простые и ветвистые, 30–100x2–2,5 мкм. Фиалиды слегка ланцетовидно-расширенные. Конидии 4–12x2,5–3,5 мкм, иногда почковидные, обычно с заостренным одним или обоими концами (рис. 17,*а*). Имеются данные о синтезе каратиноидов [Valadon, Mummery, 1974], а также о влиянии света на синтез белка [Valadon et al., 1975].

На гниющих шляпочных грибах, повсеместно. Обнаружен на шампиньонах в Московском совхозе "Заречье" и Polyporus sp. в Молдавии (130).

V. berkeleyanum Karst., 1888. – Symb. Mycol. Fennic., 30, 64

На хозяине колонии белые, затем охряные. Конидии эллиптические, 6–8x2–5 мкм. На агаре Чапека колонии белоснежные, паутинистые, нежные, с буреющей оборотной стороной. Конидиеносцы 15–20x1,5–3 мкм, пучками, ветвистые или с мутовкой фиалид. Конидии 3–8x1,5–2 мкм (рис. 17,*в*).

На Fomes fomentarius около Москвы (129).

V. capitatum Ehr., 1818. – Sylv. Mycol. Berol., 25, 13

Колонии серые, простирающиеся. Конидиеносцы в рыхлых пучках, у вершины разветвленные. Конидии шарообразные, бесцветные, в кучках сизого цвета. На агаре Чапека колонии мелкобархатистые, буровато-сизые, по краям белые. Оборотная сторона от желтоватой до коричневой. Конидиеносцы 2,5–5 мкм в сечении, ветвистые, сросшиеся или в рыхлых пучках. Фиалиды 18–35x2,5–4 мкм. Конидии продолговатые, 3–7x2,5–3 мкм.

На Colletotrichum lagenarium, Erysiphe cichoracearum около Астрахани (241) и Oidium erysiphoides около Одессы (53).

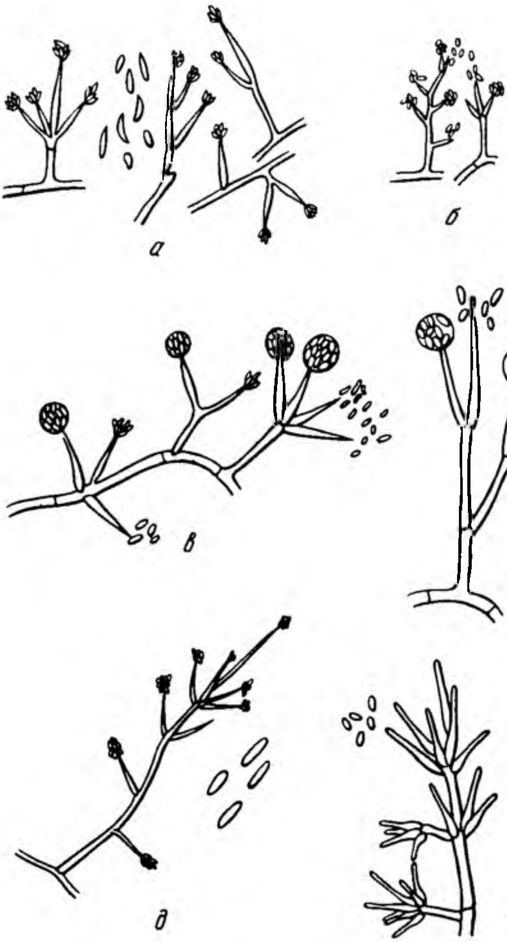


Рис. 17. Строение спороносного аппарата у видов рода Verticillium:
а – V.agaricinum; *б* – V.discisedum: *в* – V.berkeleyanum; *г* – V.compactiusculum; *д* – V.niveum; *е* – V.vile (ориг.).

V. cercosporae Pert., 1932. – Ann. Mycol. Berl., 30, 352

Колонии компактные, белые или сероватые. Гифы 2–2,5 мкм в сечении. Конидиеносцы 150x3,5–4,5 мкм. Веточки 15–35x2,5–3 мкм. Фиалиды 5–10x2–2,5 мкм. Конидии почти шаровидные или эллиптические, с рубчиком у основания, 4–6x3,5–5 мкм. На агаре Чапека колонии серые, мелкобархатистые, простирающиеся, почти зональные. Оборотная сторона в центре темная, по краям светлая. Конидии 2,2–5x1,5–3 мкм. Хламидоспоры округлые, бурые, обычно собраны кучками.

На Cercospora beticola на Северном Кавказе (255) и в Молдавии (481).

V. compactiusculum Sacc., 1881. – Fungi Ital, t. 724

Колонии простирающиеся, белые, плотные. Конидиеносцы ветвистые, 3–5 мкм в сечении. Конидии 8–10x2–6 мкм. На агаре Чапека колонии пушисто-войлочные, стареющие – с зеленоватыми пятнами. Конидии яйцевидные, продолговатые и бобовидные, 5–12x2,5–6 мкм, в слизистых головках, 15–20 мкм (рис. 17,*г*).

На Verticillium dahliae в Крыму (199).

V. discisedum Sacc. et Fairm., 1886. – Syll., 4, 155

Мицелий белый, плотный, покрывает колонию хозяина. Конидиеносцы ветвистые, 50–30x4 мкм. Фиалиды 15–20x3 мкм. Конидии яйцевидные, 8,5–9x5,5–5 мкм. На агаре Чапека колонии бархатистые или мучнистые, светлые, затем темнеющие. Конидиеносцы 50–100x3,5–4 мкм. Конидии от удлиненно-эллиптических до округленных, 3,5–15x1,8–4 мкм (рис. 17,*б*). В пересевах наблюдается расщепление изолятов на светло-серые и темные колонии, а также деформация конидиеносцев.

На Cytospora leucostoma около Москвы.

V. fungicola (Preuss) Hassebr., 1936. – Phytopath. Zeitschr., 9, 514

Syn. Acrostalagmus fungicola Preuss, 1851. – Linnaea, 24, 126: =Verticillium mungicola (Preuss) Janke, 1931. – CBS List Cult., 71

Колонии белые или кремовые, ворсистые. Конидиеносцы 2,5–4 мкм в сечении, с многоэтажными сомкнутыми веточками. Фиалиды ампуловидные, 14–25x2–2,5 мкм (около вершины 0,5–1 мкм). Конидии эллиптические или цилиндрические, 3,8–7,2(12)x1,2–2,4 мкм. На агаре Чапека колонии простирающиеся, паутинистые, белые или розоватые, затем почти фиолетовые. Конидии с заостренными концами или с рубчиком, 6–12x2,5–5 мкм (рис. 15,*г*).

На Spaceloma ampelinum в Молдавии (250).

V. lamellicola (F. E. Smith) W. Gams, 1971. – Cephal.-art. Schimm. (Hyphom.), 243

Syn. Oospora pucciniophila Syd., 1917. – Ann. mycol., 15, 263

Колонии белые, пушистые, вызывают интенсивный некроз клеток хозяина. На агаре Чапека колонии подушечковидные, белые или охряные, а на сусло-агаре – стелющиеся, мелкобархатистые, ребристые, бледно-телесного цвета. Фиалиды 15–35x1–1,4 мкм (около вершины 0,2–0,8 мкм в сечении). Конидии веретеновидные, иногда неравнобокие, 6–12x3–4,5 мкм.

На видах родов Puccinia, трутовиках и шляпочных грибах, повсюду. Выделен с Clitocybe clavipes около Москвы (419).

V. marquandi Mass., 1897. – Trans. Br. Mycol., 24

Колонии на краях шляпок хозяина рассеянные, мелкобархатистые, бледно-лиловые. Конидиеносцы с 1–4 короткими веточками. Фиалиды бутыльчатые. Конидии лимонновидные, 3–3,5x1,5–2 мкм. На агаре Чапека колонии простирающиеся, бархатистые с паутинистым центром, бледно-желтые.

На Clitocybe subalutacea, Russula foetens около Москвы (462, 467).

V. microspermum Sacc., 1886. – Hyp. Broom. st. conid. Plowr. Grev., 11, 48

Колонии белые, почти войлочные. Конидиеносцы ветвистые, 40–60 мкм. высотой. Конидии 1,5–2x1 мкм, округлые или эллиптические. На агаре Чапека колонии белые, оборотная сторона светло-желтая с радиальными морщинами. Конидии собраны в небольшие слизистые головки.

На Clitocybe subalutacea около Москвы (454)

V. niveum Berk., 1882. – Fl. Tasm., 271

Колонии белые, паутинистые. Веточки конидиеносцев короткие, утолщенные у основания. Конидии продолговатые, 6–7 мкм. На агаре Чапека колонии белоснежные, почти бархатистые. Конидиеносцы с мутовкой ампуловидных фиалид. Конидии в слизистых головках, удлиненно-эллиптические, 3–10x1,5–4 мкм (рис. 17,*д*).

На Colletotrichum lagenarium около Астрахани (156) и Puccinia graminis на барбарисе в Грузии.

V. psalliotae Tresch., 1941. – Dansk. bot. Ark., 11, 1,7

Syn. Cephalosporium curtipes Sacc. var. uredinicola Sukapure et Thirum., 1966. – Sydovia, 19, 307

Колонии обычно внутри плодовых тел хозяев, часто вызывают уродливое их разрастание (но иногда без заметных деформаций) или растут в виде поверхностной тонкой грибницы на некрозных участках хозяина. Конидиеносцы 17–35x2,0–1,5 мкм, вильчато-разветвленные. Конидии эллиптические или сарциновидные, с заостренными концами, иногда с перегородкой, 5–3x3–2 мкм. На средах с агаром колонии плотноволокнистые, простирающиеся или компактные и тогда обычно ворсистые в центральной части, от светло-желтых и зеленованых до оливковых. В коллекциях полиморфен. Описание вариаций см. раздел "Хранение коллекционных культур".

На видах рода Puccinia на Кавказе, Cantharellus cibarius, Fomes fomentarius, Agaricus bisporus около Москвы (253, 511).

V. vile (Karst.) Hughes, 1958. – Canad. J. Bot., 36, 823

Syn. Verticillium lateritium (Ehr.) Rabenh., 1844. – Deutsh. Krypt.-Fl., 1, 100

Колонии бархатистые, кирпично-красные, порошистые, обволакивающие хозяина. Конидиеносцы до 200 мкм длины, многоветвистые. Фиалиды удлиненно-бутыльчатые или клиновидные, 7,5–15(29)x2,5–3 мкм. Конидии эллиптические, цилиндрические или неравнобокие, 5–10x2–3 мкм, обычно 3,5–4,5x2,5–3 мкм, собранные в головки кирпичного цвета. На агаре Чапека колонии бархатистые, простирающиеся (рис. 17,*е*).

На различных грибах, повсюду. Выделен с Colletotrichum lagenarium около Астрахани (31) и Phytophthora infestans около Москвы (55).

V. villosus Rudak. sp. nov.

Грибница гиперпаразитная, бесцветная, септированная. Гифы 1,5–2 мкм в сечении. Конидиеносцы мутовчато-разветвленные, септированные около основания. Фиалиды клиновидные. Конидии бесцветные, эллип-

тические, 3–6x2–2,5 мкм. Колонии на агаре Чапека корочковидные, компактные, с ворсинками около 2–2,5 мм высотой, по бокам которых оттопырены конидиеносцы.

На Verticillium vile и Cladosporium herbarum на помидорах около Москвы (304).

D e s c r i p t i o. Hyphae hyperparasitica, hyalina, septum, 1,5–2 μ crass. Conidiophorae verticillatae confertae, septum infrae. Phialides cuneatum. Conidia hyalina, ellipsoideae, 3–6x2–2,5 μ. Coloniae Schapec agarisato albae, corticulae–limitata, villosum. Setae 2–2,5 μ.

Typus. URSS, peri Moscow, st. Vjazema, in coloniae Cladosporium herbarum.

Specimen coloniae typicum WKM MF-304.

Р о д Acrocylindrium Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 97

Один вид.

A. cylindrosporum Lind., 1907. – Rabenhorst's Krypt.-Fl., 8, 334

Дерновинки белые, покрывающие пластинки шляпочных грибов. Конидии цилиндрические, белые, крупные. Конидиеносцы прямые, мутовчато-разветвленные, веточки укороченные. На агаре Чапека колонии белые, паутинистые, простирающиеся. Конидиеносцы слаборазветвленные. Фиалиды ампуловидные, с 1–2 короткими или удлиненными боковыми почками, несущими небольшие головки спор. Конидии варьирующие по величине, обычно продолговатые, 3–14x2–5 мкм.

На Fomes fomentarius около Москвы.

Р о д Trichoderma Pers. ex Fr., 1821. – Syst. Mycol., 1, 14

Мицелий хорошо развит, образует уплотненные подушковидные или плоские дерновинки с обильным конидиальным спороношением. Иногда колонии ворсистые или с коремиеподобными выростами. Гифы 1–10 мкм в сечении. Конидиеносцы бесцветные, ветвистые, с веточками, расположенными супротивно. Фиалиды обычно ампуловидные, одиночные или мутовкой по 2–3 шт. Конидии шаровидные, эллиптические или яйцевидные, бесцветные или светлоокрашенные, собраны в небольшие головки без слизи. У многих видов образуются хламидоспоры. Последняя полная ревизия рода сделана [Rifai, 1969].

К л ю ч д л я о п р е д е л е н и я в и д о в

1. Колонии белые .... T. album
– Колонии желтоватые или зеленоватые 2
2. Конидии шаровидные или яйцевидные 3
– Конидии эллиптические 6
3. Конидии до 4,5 мкм 4
– Конидии до 7 мкм .... T. hamatum
4. Хламидоспоры имеются 8
Хламидоспоры отсутствуют 5
5. Конидии гладкие .... T. lignorum
– Конидии с мелкоточечной оболочкой .... T. viride

6. Колонии темно-зеленые .... T. koningii
– Растущие колонии нетемно-зеленые 7
7. Конидии 5–10x2,7–3,5 мкм .... T. pseudokoningii
– Конидии 3,6–6,5x2,2–3 мкм .... T. longibrachiatum
8. Фиалиды до 7 мкм длиной 9
– Фиалиды 7–19 мкм .... T. aureoviride
9. Хламидоспоры до 4 мкм .... T. polysporum
– Хламидоспоры 6–12 мкм, колонии зональные .... T. harzianum
– Хламидоспоры 6–12 мкм, колонии незональные ...... T. piluliferum

T. album Preuss, 1851, Linnaea, 24, 141

Мицелий плотный, белый, бархатистый, дерновинчатый. Конидиеносцы прямые, с гладкой оболочкой, 10–20x1,8–2,2 мкм. Фиалиды 6–10 мкм длиной. Конидии светлые, шаровидные и яйцевидные, 2–4 мкм. На агаре Чапека колонии до 1,5–2 см в поперечнике, белые слегка мучнистые. Оборотная сторона молочного цвета.

На Erysiphe graminis и Clitocybe clavipes около Москвы (57, 58, 455).

T. aureoviride Rifae, 1969. – Mycol. Papers, 116

На гимении хозяина колонии в виде легкого беловатого налета. Колонии на сусло-агаре компактно-хлопьевидные, зональные, зеленовато-голубые. Оборотная сторона желто-бурая. Хламидоспоры шаровидные, бесцветные, интеркалярные, обычно 10 мкм. Фиалиды собраны почти мутовчато, 7–14(19)X2–2,5 мкм. Споры 3–4,5X2–3 мкм, зеленые, гладкие, овальные, с туповатым основанием (рис. 18,*г*). Известная сумчатая стадия – Hypocrea aureoviridis.

На Polyporus pergamenus около Москвы (401).

T. hamatum (Bon.), Bain., 1906. – Bull. trimest. Soc. mycol. Fr., 22, 131

Syn. Verticillium hamatum Bon., 1851. – Handb. allgem. Mykol, p. 97; =Pachybasium hamatum (Bon.) Sacc., 1885. – Rev., Mycol., 7, 170; =Pachybasium bulbicola Toch. et Shimada, 1931. – Trans. Sapporo nat. Hist. Soc., 12, 24; = Pachybasium terricola Kamysh., 1961. – Bot. Mater. USSR, 14, 223

Колонии зеленые, мощные, простирающиеся. Хламидоспоры интеркалярные или терминальные, шаровидные или эллипитческие, бесцветные, 7–12,5 мкм. Фиалиды пучками на коротких цилиндрических веточках, амуловидные, 4–8 (12–25)X3–4 мкм. Конидии яйцевидные, 4–7 мкм, зеленоватые (рис. 18,*д*).

На различных грибах, повсюду. У нас обычно на Дальнем Востоке. Выделен с Polyporus sp. на о-ве Сахалин (303).

T. harzianum Rifae, 1969. – Mycol. Papers, 116, 38

На хозяевах изреженные, клочковатые, светлые колонии, а на сусло-агаре быстрорастущие, зональные, опушенные хлопьевидным воздушным мицелием. Оборотная сторона неокрашенная. Хламидоспоры шаровидные, бесцветные, интеркаларяные, 6–12 мкм. Фиалиды ампуловидные, 5–7X3–3,5 мкм. Споры гладкие, зеленые, 2,8–3,2X5–2,8 мкм. На агаре Чапека колонии зональные, светло-зеленые, затем буровато-зеленые.

На видах родов Polyporus, Merulius около Москвы (392).

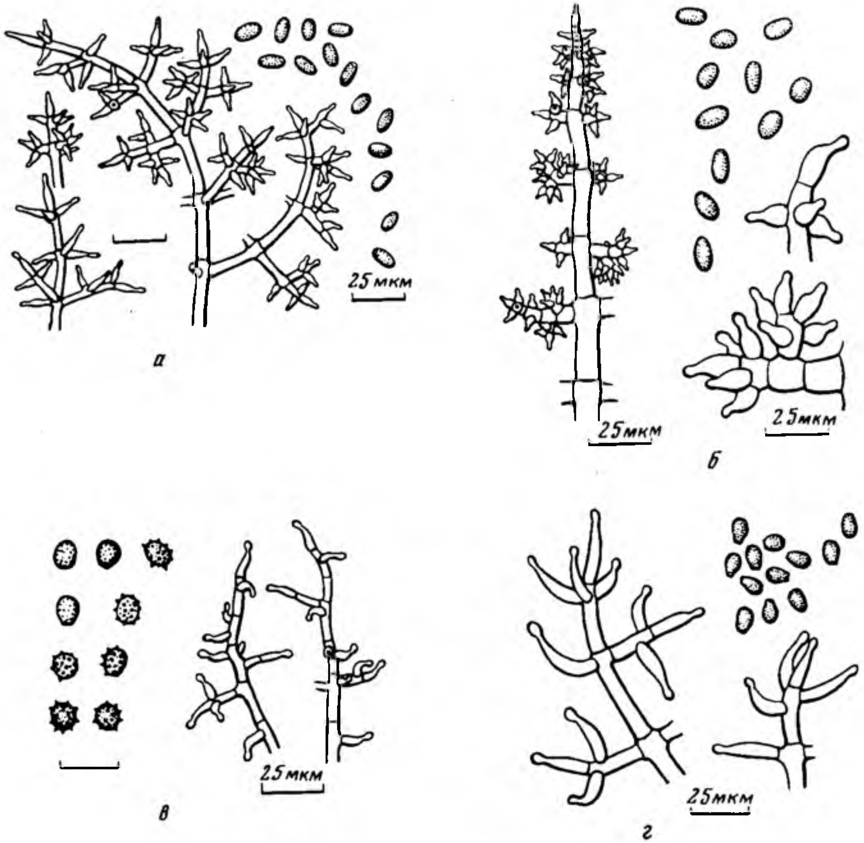


Рис. 18. Конидиеносцы и споры видов рода Trichoderma [по Rifai, 1969]
а – T.hamatum; *б* – T.koningii; *в* – T.viride; *г* – T.aureoviride

T. koningii Oud., 1902. – Arch. Neerland. Sci. Nat., 2, 7, 291

Syn. Acrostalagmus koningii (Oud.) Duche et Heim, 1882. – Tr. Cryp. Lonis, Mang., 440

Колонии мощные, темно-зеленые. Хламидоспоры интеркалярные и терминальные, шаровидные или эллиптические, до 12 мкм. Кондиеносцы около 4 мкм в сечении, с зонами компактного и рассеянного ветвления. Фиалиды ампуловидные, 7,5–12(30)X2,5–3,5 мкм. Споры эллиптические, 3–4,8X1,9–2,8 мкм, в массе желто-зеленые (рис. 18,*б*).

На различных грибах, повсюду. Иногда приводится в качестве синонима T. viridae или T. lignorum.

T. lignorum (Tode) Harz, 1871. – Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 44, 116

Syn. Trichoderma argenteum Pers., 1829. – In Fr., Syst., 3, 215; =T. intermedium Desm., 1860. – Plantes Crypt. Fasc., 3, 122

Колонии подушковидные, сначала белые, затем темно-зеленые, с желтыми участками, иногда мицелий поднимает спорулирующую подушеч-

ку на белой ножке до 2–5 мм. Конидиеносцы септированные. Фиалиды ампуловидные или конусовидные и слегка изогнутые, 6–13X2,5–4,5 мкм, расположены супротивно или мутовками по 2–3 шт. Конидии шарообразные или яйцевидные, 2,5–3,8 мкм, с гладкими стенками, в массе желто-зеленые или темно-зеленые. Наблюдается значительная изменчивость гриба [Камышко, 1961].

Предложены биохимический [Лихачев, Васин, 1975] и микробиологический [Турунова, Маслова, 1979] методы определения микопаразитической активности гриба.

Пидопличко [1953] описал вариацию гриба с шиповатыми стенками конидий, в связи с чем вид в целом был переведен в синонимы T. viride [Rifai, 1969], тогда как правильнее было бы к последнему отнести только вариацию с шиповатыми стенками конидий.

На многих грибах, повсюду. Изоляты с трутовиков и шляпочных грибов обычно образуют слаборазвитый мицелий, с небольшими рассеянными медленно зеленеющими подушечками.

Выделен с шляпочных грибов и трутовиков около Москвы, на Кавказе и в Сибири (102, 104, 143, 315, 443).

T. longibrachiatum Rifai, 1969. – Mycol. Papers, 116

Колонии на сусло-агаре хлопьевидные, оливково-зеленые. Оборотная сторона неокрашенная. Хламидоспоры шаровидные, до 10 мкм, интеркалярные или терминальные. Конидиеносцы длинные, с нерегулярными короткими веточками. Фиалиды одиночные, 6–14X2,–5–3 мкм. Споры гладкие, зеленые, эллиптические, 3,6–6,5X2,2–3 мкм.

На различных грибах.

T. piluliferum Webster. et Rifai, 1969. – Mycol. Papers, 116

Колонии на поверхности гимения трутовиков в виде плотного зеленоватого налёта, а на сусло-агаре стелющиеся, ватообразные, желтовато-зеленые. Оборотная сторона неокрашенная. Хламидоспоры шаровидные или эллиптические, до 12 мкм в диаметре. Фиалиды собраны почти мутовчато, короткие, почти грушевидные, 4,5–6,5(10)X2,8–3,5 мкм. Споры бесцветные, шаровидные, гладкие, 2,5–3,5 мкм. Фиалиды короткие, расширенные, с возрастом часто деформирующиеся. Известна сумчатая стадия – Hypocrea pilulifera.

На Polyporus sulphureus и Fomes fomentarius около Москвы (359, 400).

T. polysporum (Lk. ex Pers.) Rifai, 1969. – Mycol. Papers, 116

Syn. Tolypomyria fungicola Karst., 1888. – Med. Soc. Fauna Fl. fenn., 16,;15; =Trichoderma minutum Bain., 1906. – Bull. Soc. Mycol. Fr., 22, 113; =T. sporulosus (Lk. ex Pers.) Hughes. 1958. – Can. J. Bot., 36, 820

Колонии зеленые. Хламидоспоры около 3,5 мкм. Конидиеносцы извилисто-изогнутые, сверху бесплодные и утончающиеся до 1,5 мкм. Фиалиды 4,6–5X3–3,5 мкм, собраны мутовками. Споры почти бесцветные, эллиптические, 2,8–3,7X1,8–2 мкм.

На различных грибах, повсюду. Выделен с Polyporus sulphureus около Москвы (473).

T. pseudokoningii Rifai, 1969, – Mycol. Papers, 116

Колонии бархатистые, зеленые. Конидиеносцы нерегулярно-ветвистые. Фиалиды одиночные или мутовками, 5,5–8(10)X2,7–3,5 мкм. Споры зеленые, 3,4–4,6X2,5 мкм. Известна сумчатая стадия – Hypocrea sp.

На различных макромицетах.

T. viride Pers. ex S.F. Gray., 1829. – Syst. 3,215

Syn. T. truncorum Bain., 1906. – Bull. trim. Soc. mycol. Fr., 22, 132; =T. glaucum Abbott., 1926. – Lowa St. Coll. J. Sci., 1, 27; =T. narcissi (Toch. et Shimada) Toch. et Shimada, 1931. – Trans. Sapporo

Колонии быстрорастущие, зеленеющие. Хламидоспоры до 14 мкм. Конидиеносцы собраны в компактные кучки или зоны. Фиалиды 8–14X2,4–3 мкм, внизу расширенные. Споры обычно овальные, с апикальной порой, мелкошиповатые, зеленоватые, 3,5–4,5 мкм (рис. 18,*в*). Известна сумчатая стадия – Hypocrea rufa. Имеются сведения об ультраструктуре гриба [Berg, Hofsten, 1976] Показано, что гриб проявляет свойства раневого патогена растений [Gutter, 1961].

На различных грибах. Выделен с Polyporus sulphureus около Москвы (457).

Род Harziella Cost. et Matruch., 1899. – Bull. Soc. Myc. France, 15, 104

Один вид.

H. capitata Cost. et Matruch., 1899, 1. c.

Колонии белые, стелющиеся. Конидиеносцы прямые, толстостенные, внизу несколько расширенные, с 2–3 перегородками, 150–200X10 мкм, светло-бурые. В верхней части конидиеносца имеются короткие ампуловидные фиалиды. Конидии эллиптические, 4X2–3 мкм, собраны в слизистые (часто слипающиеся друг с другом) головки.

На макромицетах около Москвы [Сидорова, Горленко, 1969].

Род Monosporium Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 95

Конидиеносцы прямостоячие, древовидно- или мутовчато-разветвленные. Конечные веточки несут обычно одну, редко 2–3 одноклеточные, бесцветные или светло-окрашенные, тонкостенные конидии с гладкой оболочкой. Конидии крупные, шаровидные или яйцевидные, иногда с рубчиком у основания. Положение рода в системе сомнительное; наличие рубчика у конидий сближает их с радулоспорами, однако Гус [Goos, 1956] считает, что спороносные веточки являются типичными фиалидами.

Ключ для определения видов

1. Конидии до 10 мкм . . . . M. meliolicola
– Конидии до 20 мкм, продолговатые . . . . M. spinosum
– Конидии до 20 мкм, округлые или яйцевидные . . . . M. agaricinum

M. agaricinum Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 95

Колонии белые, паутинистые, обволакивающие шляпочные грибы, но когда растут на трутовиках, то образуют тонкий налёт. Конидиеносцы вильчатые. Фиалиды суживающиеся к вершине, с одиночной спорой.

На агаре Чапека колониии простирающиеся, паутинистые, белые. Конидиеносцы обычно многоэтажные, 5–10 мкм в сечении. Конидии одиночные, редко по 2–3 штуки, часто с рубчиком на конце, эллиптические, шаровидные или булавовидные, 10–20X10–12 мкм (см. рис. 12,*б*). Известна сумчатая стадия – Hypomyces ochraceus, редко образующаяся в природе и еще реже – в культурах (недозревающие перитеции).

На различных шляпочных и трутовых грибах, повсюду. Выделен с Clitocybe (287), Mycena (290), Russula (291, 308), Polyporus (230) около Москвы.

M. meliolicola Speg., 1829. – Strum. Deuts. Fl. Pilze, 3, 83

Гифы 3–4 мкм в сечении, ветвистые, плотно прилегающие к хозяину, образуют нежный сероватый налёт. Конидиеносцы 50X2 мкм. Фиалиды заостренные. Конидии эллиптические, 6–8X2,5–3 мкм. На агаре Чапека колонии светлые, простирающиеся, рыхлые, кое-где собраны подушечками. Конидиеносцы простые (редко ветвистые), тупые или заостренные. Конидии эллиптические, 5–12X2,5–5 мкм, иногда отсутствуют. Старые коллекционные культуры не спорулируют.

На Nectria cinnabarina около Москвы (118).

M. spinosum Bon., 1851. – Handb. Allg. Mykol., 95

Колонии белые пушистые. Конидиеносцы ветвистые. Фиалиды заостренные. Конидии яйцевидные, 12–20X7–12 мкм, с рубчиком, стареющие, шероховатые. На агаре Чапека образуются бурые хламидоспоры.

На Fomes fomentarius около Москвы

Род Cylindrophora Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 92

Один вид.

C. alba Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 92

Колонии простирающиеся, белые, шерстистые. Конидиеносцы простые и дихотомически разветвленные. Конидии цилиндрические, 10–16X X 3–4 мкм, по 1–4 штуки на конечных веточках. На агаре Чапека колонии стелющиеся и паутинистые, бархатистые, образуются мутовчато-разветвленные конидиеносцы, 7–22X3–4 мкм, с одиночными конидиями на заостренных фиалидах, а также простые короткие клетки по бокам гиф, несущие округлые, крупные конидии, соответствующие видам рода Mycogone. Возможно, является лишь формой последнего.

На Russula foetens (293), Lactarius vellereus (296) около Москвы.

Род Gliocladium Cda., 1840. – Icon. Fung., 4, 30

Колонии белые или светлоокрашенные. Конидиеносцы мутовчато- и кисточковидно-разветвленные. Конидии эллиптические или почти шаровидные, поочередно отпочковываются от вершин стеригм или фиалид и здесь собираются в слизистые головки, иногда принимающие форму колонки.

Ключ для определения видов

1. Колонии белые или светло-желтоватые 2
– Колонии желто-розовые . . . . G. roseum
– Колонии зеленеющие 4
2. Конидиеносцы толстые, грубые, с пучком тонких стеригм на вершине. . . . . G. comtus
– Между стержнем конидиеносца и веточками нет резких различий 3
3. Колонии белые . . . . G. album
– Колонии с желтоватыми или розоватыми тонами . . . . G. penicilloides
4. Конидии шаровидные . . . . G. virens
– Конидии продолговатые . . . . G. viride

G. album (Preuss) Petch, 1926. – Trans. Br. mycol. Soc., 22, 261

Колонии белые, пушисто-бархатистые, широко распростертые. Оборотная сторона на агаре Чапека белая. Конидиеносцы с грубой толстостенной, мелкоточечной или гладкой оболочкой, с двойным типом ветвления: кистевидным, с колонками слипшихся спор, и мутовчатым, с шаровидными слизистыми споровыми головками. Конидии 2,5–4X1,5–2 мкм, яйцевидные или продолговатые, с округленными концами.

На Alternaria alternata, Cladosporium fulvum около Москвы (84, 100).

G. comtus Rudak. sp. nov.

Грибница внутри гимения хозяина, светлая. Конидиеносцы занчительно утолщенные, буроватые, септированные, с тонкими раскидистыми веточками, которые собраны мутовчато или кистевидно и несут на вершинах цилиндрические стеригмы с конидиями в слизистых головках. Конидиеносцы 100–150X4,6 мкм. Веточки 20–25X0,8–1,5 мкм. Стеригмы 5–8X1–1,5 мкм. Конидии продолговатые или почти шаровидные, с гладкой оболочкой, бесцветные, 3–5X1,5–2,5 мкм.

На видах родов Polyporus и Fomes около Москвы [161].

Descriptio. Hyphae fungicolae inclusa hymenium, hyalina. Conidiophorae comtus, palide–fusceneae, septum, 100–150 X 4–6 μ. Ramuli tenuis verticilliatae vel penicilliatae, 20–25 X 0,8–1,5 μ. Sterigmae cylindraceae, 5–8 X 1–1,5 μ. Conidia hyalina, oviformeae vel subgloboseae, levia, 3–5 X 1,5–2,5 μ.

Typus. URSS, peri Moscow, st. Vjazema, in hymenium Fomes fomentarius.

Specimen coloniae typicum WKM MF-161.

G. penicilloides Cda, 1840. – Icon. Fung., 4, 31

Конидиеносцы с плотной ножкой, 20–150 X3–9 мкм, септированные, с мелкобородавчатой оболочкой. Веточки первого порядка обычно супротивные, цилиндрические, плотные, около 12–20 мкм длиной, загнутые вверх параллельно главной оси, а самая нижняя веточка иногда одиночная. Веточки второго порядка около 10 мкм длиной, собраны мутовкой по 2–4, и каждая несет по 3–5 узкобутыльчатых, сжатых в пучки стеригм до 10 мкм длиной. Конидии овальные или почти цилиндри-

ческие, на концах притупленные, бесцветные, 2–6 Х 1,5–4 мкм, в слизистых головках. На агаре Чапека колонии плотные или рассеянные, мучнистые, белые, но иногда желтеющие или обретающие легкий оранжевый оттенок. Оборотная сторона бесцветная или слабо-желтая.

На колониях Fusarium на клубнях картофеля в овощехранилищах и Phytophtora infestans на ветегирующих плодах томата около Москвы (4).

G. roseum (Lk.) Bain., 1907. – Bull. Soc. Mycol. France, 23, 111 (em. Isac, 1954)

Syn. Penicillium hypomycetis Sacc., 1886. – Syll., 4, 80; =Verticillium rhizophagum Tehon et Jacobs, 1936. – Bull. Res. Dep. The Davey Tree Expert Co. Kent. Ohio, 6

Колонии с белым мицелием, в спороносной зоне розовые или желтовато-розовые. Конидиеносцы однократно или дважды, очередно или мутовчато-разветвленные, 45–125 мкм длиной и 2–3 мкм толщиной. Конидии бесцветные или в массе розоватые, эллиптические, 5–7Х3–5 мкм, скопляются на концах конидиеносцов в слизистые головки. На агаре Чапека колонии широко разрастающиеся в виде стелющегося по поверхности мицелия светло-розового цвета. В пересевах культуры расщепляются, выявляя светлые пушистые клоны. Имеется сумчатая стадия – Nectria gliocladioides [Smallay, Hansen, 1957].

На колониях различных грибов, повсюду. Выделен с кагатной гнили сахарной свеклы в Киргизии (68) и Septoria tritici на Кавказе.

G. virens Miller, Giddens et Foster, 1957. Mycologia, 49, 6, 792.

Колонии на агаре Чапека бархатистые, зеленые. Конидиеносцы мутовчато- или кисточковидно-ветвистые, 40–80Х4–6 мкм. Метулы 7–10Х Х3–4 мкм. Стеригмы ампуловидные, 6–9Х2,5–3 мкм. Конидии яйцевидные, овальные, 4–6Х3–4 мкм.

На колониях гифомицетов из почвы около Москвы.

G. viride Matr., 1893. – Bull. Soc. Mycol. France, 9, 251

Колонии зеленые, покрывающие мелкобархатистым плотным налётом шляпочные грибы и трутовики. Гифы септированные, ветвистые, 2–6 мкм в сечении. Конидиеносцы прямостоячие, до 12 мкм в сечении. Стеригмы заостренные. Конидиальные головки шарообразные, зеленоватые. Конидии яйцевидные, 3–6Х2–3 мкм. На агаре Чапека колонии сначала белые, крупноворсистые, иногда слегка розоватые, затем зеленеющие в центре или отдельными участками по мицелию, иногда более или менее концентрические. Конидиеносцы двух типов: на белом мицелии преобладают мутовчатые с удлиненными веточками, несущими слизистые головки, на зеленом – кисточковидные с колонками слипшихся спор.

На шампиньонах в Московском совхозе "Заречье", Corticium sp., Polyporus sulphureus около Москвы и Polyporus sp. на Кавказе (40, 46, 98).

Род Scopulariopsis Bain., 1907. – Bull. Soc. Mycol. France, 23, 98

Колонии не имеют зеленых оттенков. Конидиеносцы кисточковидно или разнообразно разветвленные, с метулами, перемежающимися со стеригмами, или конидии образуются на стеригмах, прикрепленных непосредственно к гифам. Стеригмы конусовидно суживающиеся к вершине, пальцевидные или цилиндрические, прямые или несколько изогнутые. Конидии в цепочках, шаровидные или грушевидные, с утолщенной шероховатой или бородавчатой оболочкой, у основания усеченные и с более или менее выраженным ободком, в центре которого расположена проростковая пора.

Ключ для определения видов

1. Колонии желтоватые или кофейного цвета . . . . S. brevicaulis
– Колонии белые или буроватые. . . . . .S. fimicola

S. brevicaulis (Sacc.) Bain., 1907. – Bull. Soc. Mycol. France, 23, 29

Мицелий покрывает колонии хозяев желтоватым или кофейного цвета налётом, с многочисленными ползучими и приподнимающимися тяжами, с широким белым расплывчатым краем. Конидиеносцы короткие, обычно 10–30Х4–7 мкм. Стеригмы обычно по 2–5 штук или одиночные на гифах, 10–16Х3–5 мкм. Конидии лимоновидные или почти шаровидные, гладкие или шиповатые, 5–7 мкм, часто с усеченным основанием и небольшим сосочком на вершине. На агаре Чапека колонии светло-буроватые, ворсистые. На эцидиях Puccinia graminis (231), Fomes fomentarius (137) около Москвы.

S. fimicola (Cost. et Matr.) Vuill., 1911. – Bull. Soc. Mycol. France, 27, 137

При закладке грядок в шампиньонниках образуются белые или буроватые распростертые по навозу колонии до 40–50 см в поперечнике (белая и бурая гипсовки). Впоследствии вызывает заболевание шампиньонов. На агаре Чапека конидиеносцы простые или ветвистые, 40–60 мкм длиной. Конидии овальные, бесцветные, 6–8Х5 мкм.

На шампиньонах в Московском совхозе "Заречье" (101).

Род Penicillium Lk. ex Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 406

Конидиеносцы бесцветные, септированные, в верхней части несущие кисточку с цепочками одноклеточных округлых конидий, большей частью с зеленоватыми оттенками.

Ключ для определения видов

1. Колонии белые или серые . . . . P. albicans
– Колонии белые с голубоватыми краями . . . . P. camemberti
– Колонии с красноватыми оттенками .2
– Колонии зеленые 3
2. Колонии красноватые . . . . P. lilacinum
– Колонии розовые . . . . P. cyaneofulvum
– Колонии оранжевые . . . . P. luteum

3. Кисточки 1–2-ярусные 4
– Кисточки 2–3-ярусные 11
4. Споры шаровидные 5
– Споры эллиптические 9
5. Имеются склероции или клейстотеции . . . . P. novaezeelandiae
– Склероциев и клейстотециев нет 6
6. Споры до 3,5 мкм 7
– Споры крупнее 8
7. Колонии стелющиеся . . . . P. umbonatum
– Колонии войлочные, конидиеносцы до 300 мкм длиной . . . P. stoloniferum
– Колонии войлочные, конидиеносцы до 2 мм длиной . . . . . . P. lanosum
8. Цепочки спор собраны в колонки . . . . P. puberulum
– Цепочки спор свободные . . . . P. vermiculatum
9. Веточки сверху несколько расширенные . . . . P. spinulosum
– Веточки цилиндрические 10
10. Конидиеносцы до 35 мкм длиной . . . . P. fellutanum
– Конидиеносцы до 50 мкм длиной . . . . P. purpurogenum
– Конидиеносцы длиннее . . . . P. tardum
11. Споры эллипические . . . . P. rugulosum
– Споры шаровидные, 2,5–3 мкм . . . . P. citrinum
– Споры шаровидные, 3–4 мкм . . . . P. commune

P. albicans Bain., 1907, Bull. Soc. Mycol. France, 25, 18

Колонии белые, поверхностные, мелкобархатистые. Конидиеносцы обычно короткие, 20–35X5–6 мкм, но некоторые достигают 100–120 мкм длины, с многоветвистой кисточкой. Конидии эллиптические, 2,8–5,6 мкм, со слегка заостренными концами, бесцветные, в массе буровато-розоватые. На агаре Чапека колонии стелющиеся, а на сусло-агаре – войлочные, белые, с розовато-буроватыми пятнами.

На Cytospora ambiens в Молдавии (487).

P. camemberti Thom, 1910, US Dept. Arg. Bur. Anim. Ind. Bul., 82, 33
Syn. Penicillium candidum Lk. ex Fr., 1832 – Syst. Mycol., 3

Колонии, покрывающие шляпку хозяина сплошным белым мучнистым налетом, иногда образуют коремии. Конидии шаровидные, 2–3 мкм. На агаре Чапека колонии мелкобархатистые, с ровными краями и плотновойлочные, белые или голубоватые по краям. Оборотная сторона светло-желтая. Конидиеносцы различной длины, гладкие, 2,2–3,5 мкм в сечении, двухъярусные. Метулы 10–15 мкм длины; стеригмы бутыльчатые, 8–12 мкм длиной. Споры шаровидные, светлые, 2–3 мкм.

На шляпочных грибах, повсюду. Выделен с Eccilia sp. на Кавказе (267) и Russula vesca около Москвы (294, 13, 233).

P. citrinum Thom. 1910. – US Dept. Agr. Bur. Anim. Ind. Bul., 188, 61

Грибница обволакивает гифы хозяина, постепенно образуя голубоватые подушечки. Колонии на желатиновой среде, на картофельном и бобовом агаре или агаре Чапека, вначале голубовато-зеленые, с белым узким краем из погруженных гиф, при старении темно-коричневые, растущие слабо на желатине и более интенсивно на агаре, с воздушной частью,

состоящей из тесно скученных конидиеносцев, а в центре также из слаборазвитого воздушного мицелия. На оборотной стороне неокрашенные или желтоватые. Конидиеносцы до 150Х 4–5 мкм с гладкой оболочкой. Кисточки 2–3-ярусные. Метулы 16–30Х3 мкм длиной, у вершины расширены до 5 мкм. Стеригмы 6–7Х2–3 мкм. Конидии 2,4–3 мкм, голубовато-зеленые, образуют колонки 50–150 мкм длиной. У гриба обнаружены вирусы [Borre et al., 1971].

На Erysiphe graminis (30) и Helminthosporium sativum (48) около Москвы.

P. commune Thom, 1910. – US Dept. Agr. Bur. Anim. Ind. Bul., 188, 56

Темно-зеленые подушечки на гниющих органах хозяина. На желатиновой среде, картофельном, бобовом или агаре Чапека колонии темно-зеленые, при старении коричневые, широко распростертые, зональные, в период роста с широким белым краем, состоящим только из конидиеносцев, в более старых часто – также из пушистых переплетенных гиф. На оборотной стороне неокращенные. Конидиеносцы до 300 (700) мкм, с шероховатой оболочкой. Кисточки обычно 100–200 мкм длиной, сжатые у основания и расширяющиеся вверху, разнообразно ветвистые. Стеригмы 8–11Х3 мкм, у вершины внезапно суженные. Конидии эллиптические и шаровидные, 3–4 мкм, гладкие, зеленые. Образуют сильный запах плесени.

На стромах Cordyceps militaris на Курильских о-вах.

P. cyaneofulvum Biourge, 1923 – Monogr., La Cellule, 33, 174

Голубые подушечки вместо обычных бурых подушечек монилиоза на гниющих плодах. Колонии на сусло-агаре, вначале чисто голубые, затем темнеющие и в старости приобретающие пурпурно-розовый оттенок, во время роста обрастают широким белым краем. На оборотной стороне желтоватые. Конидиеносцы 2,5–3,5 мкм толщиной, 1–2-ярусные, гладкие, с кисточками около 50 мкм длиной. Веточки 20–30 мкм, метулы 8–13Х2,5–3 мкм, стеригмы 3–10Х3 мкм. Конидии шаровидные или овальные, 4–5Х3,5–4 мкм. На агаре Чапека колонии бархатистые, утолщающиеся к центру, голубовато-зеленые, на оборотной стороне желтоватые или коричневатые.

На Monilia fructigena в Молдавии (228).

P. fellutanum Biourge, 1923. – Monogr., La Cellule, 33, 262

Белый бархатистый налёт на шляпках хозяина. Колонии на сусло-агаре голубовато-зеленые, затем серо-оливковые. На оборотной стороне бледно-желтые и грязно-розовые. На агаре Чапека по краям бархатистые, в центре выпуклые, складчатые, желтовато-зеленые. Конидиеносцы 10–35Х2–3,5 мкм, кисточки 20–35 мкм, гладкие, стеригмы 6–11 Х Х 1,5–4 мкм, конидии 2–3 Х 1,8–2,5 мкм. Иногда имеются метулы 9–13(20)Х2–3 мкм, в группах по две–пять. На агаре Чапека колонии голубовато-зеленые, бархатистые.

На Clitocybe clavipes около Москвы (429), обычно совместно с видами рода Sepedonium и в Киргизии на колониях зеленой мюскардины насекомых.

P. lanosum Westling, 1911 – Arkiv for Botanik, 11, 55

Грибница среди мицелия хозяина. Конидиеносцы до 2000X3–6 мкм, гладкие. Кисточки разнообразные, ветвистые, с прижатыми веточками, с цепочками конидий вначале параллельными, затем переплетающимися. Веточки 15–25 мкм, метулы 15–20 мкм, стеригмы 8–10X2 мкм, конидии 2,2–3 мкм. На агаре Чапека культуры войлочно-пушистые, с конидиеносной зоной вначале бледно-зеленой, затем сероватой, окантованной широким белым краем. На оборотной стороне неокрашенные или желтоватые.

На Erysiphe graminis около Москвы (7).

P. lilacinum Thom, 1910 – US Dept. Agr. Bur. Anim. Ind. Bul., 188, 118

Syn. Penicillium rubellum (Bain.) Biourge, 1923. – Monogr., La Cellule, 33, 221

Грибница сначала эндогенная, вызывающая черный углубленный локальный некроз гимения хозяина. Затем поверхностная тонкая мелкобархатистая. Колонии на агаре Чапека до 3 см в диаметре и 1–2 мм высоты, с радиальными складками, мелкобархатистые, красновато-зеленоватые, затем зеленоватые. Конидиеносцы 500–600X3–4 мкм, с веточками 50–75 мкм, метулы 5–6(8)X3 мкм, стеригмы 5–6X2 мкм, конидии эллиптические, зеленоватые, 2,5–3,0 мкм.

На Fomes fomentarius около Москвы (124).

P. luteum Zukal, 1889, Sitz-Akad. Wien., 98, 561

Колонии светло-желтоватые, простирающиеся по поверхности хозяина и проникающие вглубь, вызывая черный некроз. В культурах имеются конидиеносцы и клейстотеции (особенно на сусло-агаре). Колонии 2,5–3,5 см, белые, затем желтые, с оранжево-красным оттенком. Оборотная сторона оранжево-красная (на сусло-агаре бурая). Конидии 2,5–3X1,5–2 мкм. Клейстотеции 200–350 мкм, аскоспоры 4,2–4,8X2,2–2,8 мкм, с поперечными ребрами.

На Fomes fomentarius около Москвы (126) и на Lactarius resimus, на о-ве Сахалин (49).

P. novaezeelandiae Beyma, 1940. – Antonie van Leeuwenh., 6, 275

Грибница обитает внутри гиф и конидиеносцев хозяина или образует колонии на поверхности его органов. Эндогенные гифы септированные, бесцветные, очень слабоветвистые, 2–3 мкм в сечении. При старении хозяина мицелий гиперпазита выступает наружу, образуя здесь конидиеносцы, 50–100X2–2,5 мкм, со слаборазвитой (отчасти редуцированной) 1–2-мутовчатой кисточкой с короткими цепочками почти шаровидных конидий, 1,5–2,5 мкм. На агаре Чапека первые поколения образуют бледно-желтые плоские колонии, 1,5–2 см в поперечнике. Последующие поколения зеленовато-желтоватые, зональные, бархатистые, складчатые. Конидиеносцы слабоветвистые, до 500X3–3,5 мкм, с 3–5 булавовидными метулами, 8–10X3–4 мкм, и 2–4 стеригмами, 10X2–3 мкм. Конидии шировидные, бесцветные, 2,3–2,7 мкм.

На Botrytis cinerea на Кавказе.

P. puberulum (Bain.) Biourge, 1907. – Bull. Soc. Mycol. France, 23, 16

На поверхности хозяина тонкий бархатистый голубоватый налёт. Колонии на агаре Чапека бархатистые, голубовато-зеленые, плоские или выпуклые в центре с реснитчатым краем. На оборотной стороне желтоватые, зеленоватые или рыжевато-коричневые. Конидиеносцы вверху слегка расширены, 100–200Х3,5–5 мкм, стенки обычно шероховатые, кисточки сжатые. Стеригмы 7–10Х2–2,5 мкм, конидии 3,5–4 мкм, собраны в колонки. Иногда образуются коремии.

На Fomes fomentarius около Москвы (115), а также на колониях зеленой москардины насекомых в Киргизии.

P. purpurogenum Stoll., 1904. – Beitr. Morph. biol. Ch. Penicill, Wurzb., 32

Зеленые подушечки на хозяине. Колонии на сусловой желатине, сначала оливково-зеленые, затем темнеющие. На оборотной стороне пурпурно-красные. Конидиеносцы 2–3,5 мкм в сечении, с гладкой оболочкой, кисточки двухъярусные, 25–45 (60) мкм, метулы около 12Х2,5 мкм, стеригмы 10–17Х3,5–2,6 мкм, по две–четыре в пучке. Конидии эллиптические, 3,4–4,4Х2–3 мкм.

На Mycena sp. около Москвы (425).

P. rugulosum Thom., 1910. US Dept. Agr. Bur. Anim. Ind. Bull., 118, 60

Колонии на агаре Чапека зеленые, без воздушного мицелия. На оборотной стороне желтые, с красными пятнами. Конидиеносцы 100–200Х Х2,5–3 мкм. Кисточки 2–3-ярусные. Стеригмы 10–12Х2,2–5 мкм. Конидии с гладкой или мелкоточечной оболочкой, 3,5–4Х2,5–3 мкм, яйцевидные или широкоэллиптические.

На Alternaria alternata около Москвы (88).

P. spinulosum Thom, 1910. US Dept. Agr. Bur. Anim. Ind. Bull., 118, 76

На хозяине темно-зеленые подушечки. На агаре Чапека колонии темнозеленые, широко распростертые. Конидиеносцы 150–300 Х 3–3,5 мкм, с расширенными верхушками, на которых расположены мутовки простых стеригм, 9,5–14Х2–3 мкм. Конидии цепочками в рыхлых колонках, шаровидные или грушевидные, 3,6–4Х3,2–3,5 мкм, сначала гладкие, затем мелкошиповатые или бородавчатые, желтовато-зеленые, затем почти дымчатые.

На видах рода Lactarius на о-ве Сахалин (190) и колониях мюскардины насекомых в Киргизии.

P. stoloniferum Thom, 1910. US Dept. Agr. Bur. Anim. Ind. Bull., 118, 68

На хозяине простирающиеся, плотные, зеленые колонии. На сусловом или картофельном агаре, зеленые или желтовато-зеленые, пушистые, с быстро нарастающим воздушным мицелием, на оборотной стороне неокрашенные или желтоватые. Конидиеносцы отходят от гиф воздушного мицелия, толстостенные, около 100 (иногда до 300) мкм. Кисточки 40–80 (иногда до 170) мкм длины, состоят из коротких веточек, несущих многочисленные стеригмы, 10Х8 мкм, тесно сжатые у основания. Конидии широкоэллиптические или шаровидные, 2,8–3,4 мкм, глад-

кие, почти бесцветные, в массе желтовато-зеленые, в растопыренных цепочках. На агаре Чапека колонии серовато-зеленые, быстро обрастающие вторичным уплотненным светлым мицелием. Оборотная сторона желтая или бесцветная, причем окраска зависит от интенсивности роста вторичной грибницы. У гриба обнаружены вирусы [Ellis, Kleinschidt, 1967].

На стромах Cordyceps militaris в Приморском крае и на Helminthosporium sativum около Москвы (79, 469).

P. tardum Thom, 1930. – The Penicillia, 485

Колонии на агаре Чапека 1,5–2 см в диаметре, голубовато-зеленоватые. Конидиеносцы 100–300 (400)X2–2,5 мкм. Веточки 9–12X2–2,5 мкм. Стеригмы собраны параллельно или мутовчато по 5–7 (8) штук, 8–10X1,8 – 2,2 мкм. Конидии эллиптические или почти шаровидные, 3–3,5X2–2,5 мкм.

На Cladosporium fulvum около Москвы (282).

P. umbonatum Sopp., 1912 – Monogr., 196

На хозяине колонии серовато-зеленоватые, компактные. Конидиеносцы тонкие, гладкие, ветвистые. Веточки несимметричные. Стеригмы собраны мутовкой. Конидии 3–3,5 мкм в диаметре. На сусло-агаре колонии желтоватые, мелкобархатистые, без воздушного мицелия. Субстрат окрашен в красный цвет.

На Clitocybe clavipes около Москвы (417).

P. vermiculatum Dang., 1907 – Botaniste, 10, 123

Гифы развиваются среди мицелия хозяина, образуя кое-где темно-зеленые подушечки. Колонии на агаре Чапека голубовато-зеленые, бархатистые, подушковидные, обычно с белым мицелиальным опушением. С оборотной стороны светло-буроватые или светло-желтоватые. Кисточки 1–2-ярусные. Веточки собраны почти мутовчато, сверху несколько расширенные. Конидии шаровидные, 2,5–5 мкм, собраны в раскидистые цепочки.

На Erysiphe cichoracearum (234) на листьях огурцов в теплицах и на Fomes fomentarius (447) около Москвы.

Род Amblyosporium Fres., 1865. – Beitr. Mycol., 3, 99

Один вид.

A. botrytis Fres., 1863. – Beitr. Mycol., 3, 99
Syn. Hypomyces tuberosus Tul., 1865. – Select. Fung. Carpt., 3, 58

Мицелий развивает плотные, объемистые дерновинки желтого цвета. Конидиеносцы до 500×20–25 мкм, у вершины многократно разветвленные. Конидии в длинных цепочках, эллипсоидальные, бесцветные или желтоватые, 15–18×10–12 мкм, с продольными полосами при подсыхании.

На Oidium erysiphoides на Сахалине (302) и на Lactarius turpis около Москвы [Сидорова, Горленко, 1969].

Род **Paecilomyces** Bain., 1907. – Bull. Soc. Myc. France, 23, 16

Один вид.

P. elegans (Cda.) Mason et Hughes, 1951. – Mycol. Papers, 45, 27

Syn. Spicaria elegans (Cda.) Harz, 1871. – Bull. Soc. Nat. Moscou, 44, 138

Колонии простирающиеся, белые, бархатистые. Конидиеносцы немного вздутые у разветвлений, с 2–4 короткими веточками и мутовкой ампуловидных фиалид, также с несколько утолщенной верхушкой. Конидии яйцевидные и веретеновидные, 4,5–6 x 3,5–4 мкм.

На Fomes fomentarius около Москвы (440).

Род **Monocillium** Saksena, 1955. – Indian. Phytopathol., 8, 9

Конидиеносцы короткие, простые, отходят поодиночке от боков гиф или тяжей в виде короткой цилиндрической клетки, на верху которой развиваются единичные фиалиды. Фиалиды в виде пузырьковидных вздутий в верхней и частично нижней частях, суживающиеся. Конидии на вершине фиалид собраны в длинные, легко распадающиеся цепочки.

Один вид.

M. exsolum Batista et Heine, 1965. – Univ. Recife-Brasil. Ins. Mycol., 457, 3

Колонии распростертые, обычно с приподнятым центром; верхняя поверхность темно-зеленая, с белым краем, постепенно обрастающая сероватым мицелием. Оборотная сторона кремово-желтая. Мицелий бесцветный, септированный, гладкий, ветвистый, субстратный. Конидиеносцы развиваются от стелющихся или субстратных гиф, бесцветные, при созревании разделяются перегородкой на короткую тонкую ножку и фиалиду. Иногда перегородка отсутствует. Вся спороносящая структура равна 10–15x1,5 мкм. Конидии в цепочках до 300 мкм длины, светлооливковые, гладкие, 5,3–7x3–3,6 мкм.

На Helminthosporium sp. на листьях риса в Средней Азии.

Род **Aspergillus** Micheli ex Fr., 1832. – Syst. Mycol. 3, 383

Конидиеносцы простые, вверху вздутые, у основания снабжены опорной клеткой-ножкой. Стеригмы часто в два слоя (первичные и вторичные). Конидии одноклеточные, шаровидные, обычно окрашены в светлозеленые или сизые тона, собраны цепочками на концах стеригм.

Ключ для определения видов

1. Колонии зеленые или желто-зеленые 2
– Колонии темные. . . . . A. niger
2. Клейстотеции образуются . . . . A. fumigatus
– Клейстотеции не образуются . . . . A. virens

A. fumigatus Fres., 1850. – Beitr. zur Mykol., 81

Syn. Aspergillus calyptratus Oud. v. italicus Ferr., 1928. – Syll., 25

Колонии на среде Чапека бархатистые или с более или менее развитым воздушным мицелием и тогда пушисто-войлочные, зеленые, с возрастом темнеющие. Конидиеносцы скученные, 300–500x2–8 мкм. Верхушечное

вздутие 20–30 мкм. Конидии 2,5–3 мкм, от белых до сине- и темно-зеленых.

На Mycena epipterygia около Москвы (36), на Erysiphe cichoracearum (252) в Средней Азии и на Erysiphe communis (54) около Одессы.

A. niger van Tiegh., 1867. – Ann. sci. nat. Bot., 5, 8, 240

Колонии быстрорастущие, нарастающие на мицелий хозяина. Конидиеносцы 200–400x7–10 мкм. Стеригмы сначала однорядные, затем двухрядные. Конидии шаровидные, окрашенные, 2,5–10 мкм. В собранном виде головки черные.

На Alternaria alternata в Крыму (187) и на Scolecotrichum vitiphyllum в Средней Азии.

A. virens (Lk.) Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3

Гифы ползучие, ветвистые. Конидиеносцы приподнимающиеся, нитевидные, 300–500x10 мкм, скудно септированные, вершинный пузырь 20–35 мкм. Стеригмы однослойные, 5–10 мкм длиной. Конидии шаровидные, 3 мкм. На агаре Чапека колонии простирающиеся.

На Pyricularia orizae в Приморском крае (321).

Род Dactylium Nees ex Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 412

Колонии войлочные. Гифы бесцветные. Конидиеносцы простые или многократно мутовчато-разветвленные. Конечные веточки с утончающейся вершиной. Конидии верхушечные, собраны гроздевидно, с двумя или несколькими перегородками, бесцветные.

Ключ для определения видов

1. Вершина фиалид ровная . . . . D. dendroides
– Вершина фиалид изогнутая . . . . D. boletorum

D. boletorum Sacc., 1892. – Syll., 4, 190

Мицелий белый, рыхлый, обволакивающий хозяина. Конидиеносцы мутовчато-ветвистые. Фиалиды 18–35x6–8 мкм, на вершине часто коленчато- или иным образом изогнутые и снабжены 2–4 спорообразующими почками, на которых возникают эллиптические конидии с рубчиком у основания. В собранном виде конидиальная головка вееровидная или звездчатая. На агаре Чапека колонии широко простирающиеся, в центре светло-красноватые с желтоватым нарастающим краем.

На Boletus edulis около Москвы.

D. dendroides (Bull.) Fr., 1832, Syst. Mycol., 3, 414

Syn. Trichothecium agaricinum Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 99; =Dactylium agaricinum Sacc., 1866. – Syll., 4, 189

Мицелий паутинистый или почти войлочный, окутывающий хозяина. Конидиеносцы одно- или двукратно-разветвленные, до 500x12 мкм. Фиалиды собраны мутовчато, ампуловидные, 30–50x10 мкм. Конидии акрогенные, по мере созревания отчленяются, но не отпадают, а собираются в вееровидные или иной формы головки; они продолговатые с закругленными концами, сначала одноклеточные, затем 2–4-клеточные,

16–25x10–15 мкм. На агаре Чапека колонии широко простирающиеся, окрашенные в желтоватый, буроватый, фиолетовый или белый цвет, а по кромке обычно пурпурно-красные. В стареющих колониях образуются недозревающие перитеции.

На различных шляпочных грибах и трутовиках, повсюду. Является конидиальной стадией пиреномицета Hypomyces rosellus. Выделен около Москвы с Dictyolus muscigenus (6), Clitocybe amara (8), Armillaria mellea (17), Russula vesca (24), R. foetens (25), R. ochroleuca (86).

Род **Diplocladium** Bon., 1851. – Handb. allg. Mykol., 98

Конидиеносцы мутовчато-разветвленные. Конидии одиночные или в кучках по 2–4 штуки, яйцевидные или продолговатые, бесцветные, двуклеточные, с клетками примерно равной величины. Предложено рассматривать данный род как синоним Cladobotryum, с чем нельзя согласиться, так как у последнего конидии собраны длинными цепочками.

Ключ для определения видов

1. Концы конидиеносных веточек заострены . . . . D. majus
– Концы веточек тупые . . . . D. penicilloides

D. majus Bon. 1851. – Handb. allg. Mykol., 98

Syn.: Dactyllium mycophilum Oud., 1867. – Arch. Neerl., 2, 42

Колонии распростертые, паутинистые, серовато-беловатые, вызывающие некроз хозяина. Конидиеносцы прямостоячие, 5–8 мкм в сечении; первые веточки дихотомические, вторые – мутовчато-ветвистые, с заостренными концами. Конидии обычно яйцевидные, 18–25x8–11 мкм, сначала с одной перегородкой, впоследствии с 2 (иногда 3) перегородками. На агаре Чапека колонии простирающиеся, красные, с белым спороносным налётом. Конидии не образуют звездчатые головки, а собраны бесформенными кучками.

На Clitocybe, Russula около Москвы (448, 459).

D. penicilloides Sacc., 1886. – Syll., 4, 177

Колонии белые, войлочные. Конидиеносцы кисточковидно-ветвистые, на концах притупленные. Конидии яйцевидные, с перетяжкой около перегородки, 16–18x8–10 мкм (сумчатая стадия – Hypomyces aurantius).

На Omphalia umbellifera (273) и Clitocybe clavipes (421) около Москвы.

Род **Cladobotryum** Nees, 1817. – Syst. Pilze, 55

Конидиеносцы мутовчато-ветвистые (иногда простые). Конидии эллиптические или округлые, двуклеточные, собраны цепочками.

Ключ для определения видов

1. Конидии шаровидные или яйцевидные . . . . C. verticillatum
– Конидии продолговатые. 2
2. Конидиеносцы кисточковидно-ветвистые . . . . C. binatum
– Конидиеносцы мутовчато-ветвистые . . . . C. varium

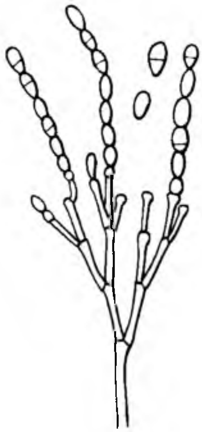


Рис. 19. Cladobotryum binatum (ориг.)

C. binatum (Preuss) Sacc., 1886. – Syll., 4, 160

Колонии в виде плотного белого мучнистого налета на гимении трутовиков. Вызывают темный некроз. На агаре Чапека колонии простирающиеся, желтоватые снизу, с белым клочковато-войлочным верхом. Конидиеносцы 4–6 мкм в сечении. Веточки 25–30 мкм длиной, цилиндрические, собраны многоэтажной кисточкой. Вершины фиалид слегка расширены от образующейся очередной конидии, затем отчленяются поперечной перегородкой, и клетка формируется в конидию. Соединительная перегородка отслаивается от конидиеносца, вершина которого развивается в новую конидию. Часто отчленение от конидиеносца происходит лишь по второй перегородке и, таким образом, формируются двуклеточные споры. Конидии собраны в длинные цепочки, состоящие из 1–2-клеточных спор, широкоэллиптические, со слегка заостренным нижним концом, 10–15Х7,5–10 мкм (рис. 19).

На видах рода Clitocybe, Fomes около Москвы и на Lentinus tigrinus в Молдавии (483).

C. varium Nees ex Duby, 1926. – Fl. gener. environs Paris, 1, 61
Syn. Didymocladium ternatum (Bon.) Sacc., 1886. – Syll., 4, 186

Мицелий сначала эндогенный, вызывающий интенсивное гниение пораженных участков хозяина, затем поверхностный, пушистый, белый. Конидиеносцы прямостоячие, септированные, мутовчато-ветвистые, фиалиды ланцетовидные, с небольшим утолщением на концах, 10–30Х3–4 мкм. Конидии эллиптические, с оттянутой бородавочкой у основания, двуклеточные, 10–22Х7–9 мкм, собраны в длинные цепочки. На агаре Чапека колонии пушистые, мощные, быстрорастущие, белые. Является конидиальной стадией пиреномицета Hypomyces aurantius.

На различных шляпочных грибах и трутовиках, повсюду. Выделен с Russula foetens (277), Panus rubis (274), Fomes fomentarius (131), Cortinarius sp. около Москвы, с Lactarius scrobiculatus (151) в Грузии.

C. verticillatum (Lk. ex S.F. Gray) Hughes, 1958. – Canad. J. Bot., 36, 750
Syn. Botrytis agaricina Lk., 1809. – Mag. Ges. Nat. Fr. Berl., 3, 15; =Cladobotryum agaricinum Nees., 1817. – Syst., 56; =Mycogone verticillata (Lk.) Spreng., 1827. – Linn. Veg., 4(1), 555

Колонии простирающиеся или войлочные, белые. Конидиеносцы 30–100Х2–2,5 мкм, простые и ветвистые. Конидии яйцевидные, 5–12Х Х2,5–6 мкм, с рубчиком [по Docea, Capetti, 1961, иногда с перегородкой]. На агаре Чапека простирающиеся, белые.

На гниющих шляпочных грибах, повсюду. Обнаружен на Verticillium dahliae в Крыму (186), Polyporus sp. в Молдавии, Agaricus bisporus около Москвы.

Род Ramularia Ung., 1833. – Exanth. d. Pfl., 169

Конидиеносцы обычно в пучках, бесцветные, большей частью простые и короткие, с зубчиками, иногда также разветвленные и удлиненные. Конидии бесцветные или почти бесцветные, от продолговато-цилиндрических до короткоэллиптических или яйцевидных, с одной или несколькими поперечными перегородками (молодые иногда одноклеточные), одиночные или в коротких цепочках.

Ключ для определения видов

1. Конидиеносцы до 25 мкм длины . . . . R. coleosporii
– Конидиеносцы до 15 мкм длины . . . . R. uredinis

R. coleosporii Sacc., 1880. – Michelia, 2, 170

Syn. Cylindrospora coleosporii Schroet., 1897. – Krypt. Fl. Pilze, 2, 482

Дерновинки маленькие, сероватые. Конидии цилиндрические, прямые нитевидные, сверху ветвистые, 50–90(260)x3 мкм. Конидии 10–40Х Х3–6 мкм.

На видах рода Coleosporium повсюду и на Puccinia malvacearum на юге Украины [Коваль, 1964] и на других ржавчинах в центральной и северной зонах [Пылдмаа, 1966].

R. uredinis (Voss.) Sacc., 1886. – Syll., 4, 199

Дерновики маленькие, сероватые. Конидии цилиндрические, прямые или согнутые, 5,5–14(23)Х2–3,5 мкм, двуклеточные, изредка одноклеточные.

На видах рода Melampsora на Украине [Коваль, 1964].

Род Didymopsis Sacc. et Marchall, 1885. – Bull. Soc. Roy, Bot. Belg., 24, 1, 61

Один вид.

D. helvellae (Cda) Sacc. et Marchall, 1885. – Bull. Soc. Roy, Bot. Belg., 24, 1, 61

Syn. Didymaria helvellae Cda., 1854. – Icon. Fung., 6, 8; =Ramularia helvellae Opiz, 1885. – Lotos, 5, 88

Колонии на поверхности хозяина, беловатые, паутинистые. Конидиеносцы короткие, слаборазветвленные. Конидии булавовидные или грушевидные, 14–16Х4–5 мкм, бесцветные или желтоватые. На агаре Чапека колонии мощные, бархатистые или войлочные, светло-желтоватые и краснеющие по краям. Оборотная сторона темно-красная. Кониденосцы развиты слабо, нерегулярно возникают по бокам гиф, простые или с пучком ланцетовидных фиалид. Конидии поочередно образуются на вершинах фиалид и скапливаются здесь в гроздевидные кучки. Часть их имеет грушевидную или почти булавовидную форму, но в основном удлиненно-эллиптические со слегка суженным нижним концом, 18–30Х10–15 мкм (рис. 20, *а*).

На Helvella lacunosa и Peziza calyx в Крыму [Коваль, 1964] и на Russula ochroleuca около Серпухова (284).

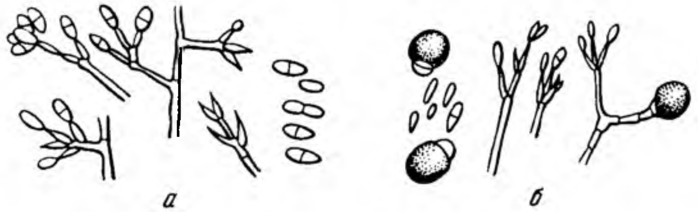


Рис. 20. а – Didymopsis helvellae; *б* – Mycogone cervina (ориг.)

Род Mycogone (Letell.) Fr., 1837, – Fung. Byss. illust., 1

Конидиеносцы разветвленные. Конидии верхушечные, бесцветные или светлоокрашенные, состоящие из двух неравных клеток. Верхняя клетка шаровидная, толстостенная, обычно с шиповатой оболочкой. Нижняя – маленькая, полушаровидная, более светлая и с гладкой оболочкой. Имеется второе конидиальное спороношение с мутовчато-ветвистыми конидиеносцами и одиночными одноклеточными конидиями.

Основной состав видов данного рода отмечен как микофильный. У некоторых видов обнаружены вирусы [Lapierre et al., 1972].

Ключ для определения видов

1. Колонии белые или сероватые .... M. alba
– Колонии розовые .... M. rosea
– Колонии красновато-коричневатые .... M. cervina

M. alba Pers. ex Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 439

Колонии войлочные, белые. Гифы около 4 мкм в сечении. Конидии бесцветные, 29–36X15–21 мкм. Верхняя клетка 21X15–20 мкм, бородавчатая, нижнаяя гладкая или с точками, 8X7 мкм. На агаре Чапека колонии клочковато-бархатистые, белые.

На шампиньонах в подмосковном совхозе "Заречье" (89).

M. cervina (Ditmar), Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 439

Колонии беловатые или красновато-коричневатые, распростертые на поверхности хозяина. Верхняя клетка конидии коричневатая и бородавчатая, 13–16 мкм. Нижняя – бесцветная, гладкая, 6–7,5 мкм. Имеется второе конидиальное спороношение по типу Cylindrophora alba (рис. 20, *б*). На агаре Чапека колонии простирающиеся, красновато-буроватые, сначала с преобладанием второго типа спороношения.

На видах родов Peziza и Helvella, повсюду. Выделен с Russula foetens около Москвы.

M. rosea (Lk.) Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 439

Колонии бархатистые, розовые, обычно появляются на гимении хозяина. Верхняя клетка конидий бородавчатая, красноватая, 25–35 мкм. Нижняя – гладкая, полушаровидная, бесцветная, 18–23 мкм. На сусло-агаре колонии рыхлые. Имеется второе конидиальное спороношение с

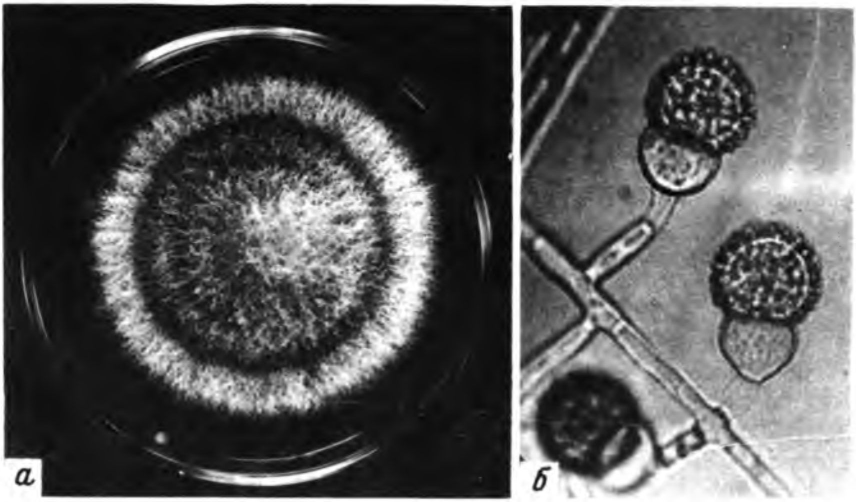


Рис. 21. Mycogone rosea – колония на сусло-агаре (*а*) и спороносная гифа (*б*) (ориг.)

мутовчато-ветвистыми конидиеносцами и одиночными продолговатыми или почти грушевидными конидиями, 7–30Х3,5,5–7 мкм (рис. 21).

На пластинчатых шляпочных грибах, повсюду. Выделен с Clitocybe clavipes (423), Amanitopsis vaginata (370), Amanita sp. (451) около Москвы.

МИКОФИЛЬНЫЕ ВИДЫ РОДОВ FUSARIUM И CYLINDROCARPON

Род Fusarium Lk. ex Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 468

Микроконидии большей частью одноклеточные, иногда 2–3-клеточные. Образуются на воздушном мицелии, на вершинах простых или разветвленных конидиеносцев (гифальный тип спороношения), собираясь в ложные головки или цепочки. Макроконидии многоклеточные, удлиненные, серповидные, часто с ножковидным основанием, образуются на воздушном мицелии или собраны в слизистые подушечки на субстратном мицелии (пионноты). У многих видов образуются хламидоспоры и иногда склероции. Воздушный мицелий обычно хорошо развит, белый, лиловый, розовый, красный.

Виды этих грибов очень изменчивы. Имеются некоторые различия в подходе к их систематике. Райлло [1950] и Буш [Booth, 1971] основное внимание обращают на морфологию спор, а Билай [1977] – наряду с этим также и на физиологические свойства. Изучено тонкое строение конидий [Marchaut, 1975].

Многие микофильные виды рода Fusarium по морфологии спор были включены в синонимы других видов. Но в отношении F. pucciniophilum это вызывает существенные возражения.

Ключ для определения видов

1. На поверхности гриба-хозяина точечные подушечки микопаразита . . . . F. aquaeductuum
– Колонии пушистые или войлочные 2
– Колонии в виде тонкого налёта. . . . . F. lateritium
2. Макроконидии слабоизогнутые 3
– Макроконидии серповидные. 6
3. Хламидоспоры имеются . . . . F. oxysporum
– Хламидоспор нет 4
4. Макроконидии менее 50 мкм длиной 5
– Макроконидии до 90 мкм . . . . F. moniliforme
5. Микопаразит на ржавчинах . . . . F. pucciniophilum
– На других грибах . . . . F. epistromum
6. Хламидоспоры имеются . . . . F. flocciferum
– Хламидоспор нет 7
7. Макроконидии шиловидные или нитевидные . . . . F. avenaceum
– Макроконидии веретеновидные 8
8. Макроконидии до 30 мкм длиной . . . . F. nivale
– Макроконидии до 50 мкм . . . . F. heterosporum
– Макроконидии до 90 мкм . . . . F. equiseti

F. aquaeductuum (Radlk. et Rabh.) Lagh., 1891, – Z. Parasitkde Abt., 2, 9, 655

На хозяине маленькие (точечные) подушечки, сначала прикрытые слоем клеток хозяина, затем прорывающиеся, светло-желтые, при подсыхании краснеющие. Конидиеносцы мутовчато-разветвленные. Конидии акрогенные, возникают на веретеновидно-утолщенных конечных веточках, изогнутые, заостренные, с 3–5 перегородками, светлые, в массе красноватые, 35–40Х3–5 мкм. На сусло-агаре колонии пушистые. Макроконидии тонкие, серповидные, заостренные, у вершины часто крючковидно-загнутые, у основания перетянутые или с сосочком, иногда округленные или усеченные, большей частью с одной слабо заметной перегородкой, иногда одноклеточные или с 2–5 перегородками, образуются в пионнотах на более или менее распростертой студенистой или хлопьевидной строме (иногда на паутинистом мицелии), в массе желтоватые или красновато-оранжевые или буровато-красные. Хламидоспоры отсутствуют. Одноклеточные конидии – 5–25Х1,5–3 мкм, двуклеточные – 14–61Х1,5–4 мкм, с 2–3 перегородками – 20–64Х1,5–4 мкм; с 5 перегородками – 35–66Х2–4 мкм.

На видах родов Polyporus, Schizophyllum, на Кавказе (154).

F. avenaceum (Fr.) Sacc., 1886. – Syll., 4, 713

Мицелий паутинистый, белый, розовый, красный, оранжевый или желтый. Конидии в спородохиях, пионнотах или рассеянные на воздушном мицелии, в массе оранжевые или красноватые, продолговатые, шиловидные или нитевидные, дуговидные, более согнутые к верхушке, утончающиеся к обоим концам, обычно с ясно выраженной ножкой, с 3–7 перегородками: без перегородок – 6–17Х2,5–4 мкм, с одной перего-

родкой – 10–25Х2–4 мкм, с тремя - 22–61Х2,3–6 мкм, с пятью – 35–80Х2,5–6 мкм, с семью перегородками – 61–74Х3,4–5 мкм. Склероции от светлых до темно-синих, 60–80 мкм в диаметре. Конидиеносцы простые или кустисто-разветвленные.

На ржавчинах и головне злаков, повсюду. Выделен с эцидий Puccinia sp. около Москвы (145, 173).

F. epistromum (Höhn.) Booth, 1971. – The Genus Fusarium, 66

Мицелий светлый, паутинистый. Спородохии компактные, красные. Конидии веретоновидные, слабоизогнутые, с одной перегородкой, заостренные, бесцветные, 20–30Х3–4 мкм. На агаре Чапека субстратный мицелий, кое-где окрашен в красный цвет, сверху покрыт пышными белыми гифами. Спородохии очень скудные. Споры образуются на воздушных гифах. Микроконидии 1–2-клеточные, удлиненные, 2,5–3Х Х5–8 мкм. Макроконидии обычно 3–4 клеточные, прямые или слегка изогнутые, с заостренными концами, со слабо выраженной ножкой, 20–32Х3,5–4,5 мкм.

На Fistulina hepatica около Москвы (112) и на Septoria sp. в Молдавии (261).

F. equiseti (Cda.) Sacc., 1886. – Syll., 4, 707

Мицелий паутинистый, беловатый, желтоватый, розоватый. Микроконидии в небольшом количестве, одноклеточные или с перегородками, овальные или продолговатые, иногда веретеновидные и в форме запятой, ко времени образования макроконидий исчезающие. Макроконидии в спородохиях или в виде слизистой массы, иногда разбросаны на мицелии в виде порошка, в массе беловатые, охряные или розовые, при высыхании более или менее коричневатые, веретеновидно-серповидные, с параболическим изгибом, к обоим концам постепенно утончающиеся, у верхушки прямые или более или менее согнутые, с ножкой, обычно с 5, реже 3–4 перегородками. иногда до 12 перегородок. Конидии без перегородок – 7–18Х2,5–6 мкм, с 1 перегородкой – 12–24Х2–4 мкм, с 3 перегородками – 12–44Х2,3–5 мкм, с 5 перегородками – 26–74Х Х2,8–5,7 мкм, с 7 перегородками – 42–80Х4–6 мкм, с 8–12 перегородками – до 83Х5,6 мкм. Хламидоспоры гладкие или слегка бородавчатые, в цепочках или узелках, в массе коричневые.

На эцидиеподушечках Puccinia coronata около Москвы (480).

F. flocciferum Cda., 1828. – Sturm Deutschl. Fl., 2, 17

Колонии белые, паутинистые, покрывают пятна фомоза на листьях свеклы. Конидии веретеновидно-серповидные, продолговатые, с 3–5 (редко 6–7) перегородками. На агаре Чапека конидии в спородохиях и пионнотах, окрашенных в бледно-розовые, грязно-желтые, охряные, бледно-оранжевые или красные цвета. Строма золотисто-желтая, красная или коричневатая, частично склероциальная. Хламидоспоры многочисленные, 6–8(15) мкм, коричневые, одиночные или в цепочках. Конидии с 3 перегородками – 17–39Х3–5,4 мкм, с 5 перегородками – 29–54Х Х3,7–5,7 мкм, с 7 перегородками – 36–55Х4–6 мкм.

На Phoma betae в Молдавии (485).

F. heterosporum Nees ex Fr., 1832. – Syst. Mycol., 1, 412

Строма рыхлая, пушистая, белая, серно-желтая или красноватая, в нижней части янтарно-коричневая. Конидии веретеновидно-серповидные, к обоим концам утончающиеся, с ножкой, обычно с клювовидно-согнутой и слегка перешнурованной вершиной, с 3, реже 4–5, а иногда меньшим числом перегородок или, наоборот, с 6–10 перегородками. С 3 перегородками – 15–49x2–5,1 мкм, с 5 перегородками – 27–51x x2,8–5,5 мкм, с 7 перегородками – 42x4,3 мкм, с 1 перегородкой – 14x3 мкм, одноклеточные – 11x3 мкм.

На различных грибах, особенно склероциях, стромах и перитециях, повсюду.

F. lateritium Nees, 1817. – Syst., Pilze Schwämme, 31

Колонии покрывают гимений хозяина тонким сероватым налетом. На сусло-агаре колонии низкие, ворсистые, сверху светло-серые. Строма мясистая или хрящевидная, склероциальная, бугристая, бесцветная, розовая, желтая, оранжевая, каштановая, темно-синяя. Микроконидии в слизистых головках. Макроконидии веретеновидно-серповидные, почти цилиндрические, но около концов согнутые, обычно с 3–5 перегородками, чаще без ножки, образуются на воздушном мицелии или в пионнотах и спородохиях. Одноклеточные конидии – 7–11X2,5–3,5 мкм, с 1 перегородкой – 11–35X2–5 мкм, с 3 перегородками – 13–52X2–5 мкм, с 5 перегородками – 24–84X2,5–5 мкм, с 7 перегородками – 32–84X X3–5 мкм.

На многих грибах. Выделен с Polyporus radiatus около Москвы (404) и Fomes fomentarius на Кавказе (168).

F. moniliforme Sheld., 1904. – Rep. Ned. agric. Exp. Stn, 17, 23

Микроконидии в цепочках или головках в виде мучнистого налета на белом, желтоватом или розово-белом паутинистом воздушном мицелии. Макроконидии с тонкой оболочкой, шиловидные, слегка серповидные или почти прямые, к обоим концам суженные, с хорошо или слабо выраженной ножкой, разбросаны на мицелии, в спородохиях или пионнотах, в массе бледные, грязно-желтоватые или розово-оранжевые, при высыхании кирпично-красные, коричневые или более светлые, с 3–5, редко 6–7 перегородками. Строма желтоватая, коричневая, фиолетовая или других оттенков. Хламидоспор нет. Склероции шаровидные, 80–100 мкм в диаметре, темно-синие, иногда отсутствуют. Конидии одноклеточные – 4–18X1,5–4 мкм, с 1 перегородкой – 9–30X2–5 мкм, с 3 перегородками – 20–60X2–4,5 мкм, с 5 перегородками – 37–70X X2–4,5 мкм, с 7 перегородками – 58–90X2,5–4,5 мкм. Ультратонкое строение показано в работе Закордонец и др. [1974].

На ржавчинах и головневых грибах. Выделен с Puccinia coronata около Москвы (21).

F. nivale (Fr.) Ces., 1892. – Syll., 10, 726

Паутинистый белый мицелий покрывает колонии различных грибов. Конидии веретеновидно-серповидные, согнутые, к обоим концам суженные и конусовидно-притупленные или округленные, без ножки, редко

у основания слегка перешнурованные, обычно с 1–3 перегородками, отчасти одноклеточные, разбросанные в виде порошка на паутинистом, белом или розовом, длинноволокнистом или кустистом мицелии, в головках или в виде распростертого слизистого, розового, при подсыхании темнеющего слоя. Хламидоспоры и склероции отсутствуют. Конидии без перегородок – 5–18X2–4 мкм, с 1 перегородкой – 10–20X2,5–4,5 мкм, с 3 перегородками – 19–30X3,5–5 мкм.

На различных грибах, повсюду. Выделен с Alternaria alternata, около Москвы (44), и Pyricularia oryzae – в Афганистане (20).

F. oxysporum Schlecht., 1824. – Flora berol., 2, 139

Плотный волокнистый мицелий на поверхности хозяина, проникающий также в глубь его и вызвающий ослизнение значительной части.

Микроконидии 1–2-клеточные, многочисленные, разбросанные на воздушном мицелии. Макроконидии веретеновидно-серповидные или почти прямые, с хорошо или слабо выраженной ножкой, в спородохиях и пионнатах, изредка на воздушном мицелии. Строма от коричнево-белой до фиолетовой окраски, распростертая. Хламидоспоры верхушечные и промежуточные, одноклеточные, обычно шаровидные, 5–10 мкм. Одноклеточные конидии – 5–15X2–4 мкм, двуклеточные – 10–26X2–4,5 мкм, 3–4-клеточные – 19–45X2,5–5 мкм, 5–6-клеточные – 30–60X3,5–5 мкм.

На многих грибах, повсюду. Выделен с Nectria cinnabarina (106), Phytophthora infestans (107, 216), Clitocybe sp. (217) и Puccinia coronata (173), – около Москвы, на Mortierella alpina – около оз. Байкал (265), Fomes fomentarius (314) – на Кавказе, на Erysiphe cichoracearum – около Астрахани (219), Plasmopara viticola – в Молдавии (227).

F. pucciniophilum Sacc. et Syd., 1895. – Syll., 11, 651

Белый пушистый мицелий на пустулах ржавчины. На агаре Чапека колонии пушистые, беловатые. Спородохии округлые или продолговатые, гладкие, слизистые, буровато-красные. Конидии веретеновидные, продолговатые, прямые и изогнутые, с заостренными концами, 18–50X X2,4 мкм, бесцветные. Штамм с эцидий Puccinia graminis на Кавказе (159) на агаре Чапека образовал паутинистые колонии желтоватого или розоватого цвета и на субстарте желтые ослизняющиеся подушечки со скудным количеством конидий. Микроконидии палочковидные, 3–5X X1,5 мкм. Макроконидии веретеновидные или цилиндрические, с закругленными концами, с 2–3 перегородками, без выраженной ножки, 18–40X2,5–4 мкм. Второй штамм также с эцидий стеблевой ржавчины (160) и третий – с ржавчины дурнишника в культурах почти не спорулируют. При искусственной инокуляции в условиях теплицы покрывает пустулы ржавчины белым войлочным мицелием, образуя массу типичных макроконидий, с 4–5 перегородками, 30–50X4–6 мкм.

Размеры конидий гриба такие же, как у Fusarium heterosporum, и поэтому раньше он считался его синонимом [Wollenweber, Reinking, 1935]. Однако наши данные показали, что статус этого вида должен быть восстановлен в связи с физиологической специализацией, собственным ареалом (отсутствует выше 40° с.ш.) и культуральными отличиями.

Показано также, что гриб синтезирует специфические антибиотики [Муромцев и др., 1969].

На ржавчинных грибах на Кавказе, в низовьях Волги, Средней Азии.

Род Cylindrocarpon Wr., 1913. – Phytopathology, 3, 212

Syn. Fusidium Fr., 1832. – Syst. Mycol., 3, 480

Мицелий белый, желтый, розовый или фиолетовый. Конидиеносцы простые или различно супротивно- и мутовчато-разветвленные, свободные или собранные в спородохии. Строма более или менее плектенхиматическая, белая, желтая, золотистая, красная, фиолетовая, охряная, коричневая, иногда зеленая или черная. Микроконидии обычно одноклеточные, овальные, яйцевидные, продолговатые или грушевидные. Макроконидии с 1–10 перегородками, почти прямые или неправильно согнутые, удлиненно-цилиндрические, булавовидные, у вершины большей частью более или менее округленные или тупоконусовидные, редко остроконечные, но не серповидные, обычно без ножки, разбросанные в ложных головках, в спородохиях и пионнотах, возникают на очень коротких стеригмах обычно несколько сбоку и верхушечно на конидиеносцах, ярко-розовые, розовые, белые, кремовые, желтые. Систематика рода изучена Никот [Nicot, 1967].

Ключ для определения видов

1. Колонии студенистые........................C. obtusisporum
– Колонии не студенистые..........................2
2. Колонии желтоватые...........................C. luteoviride
– Колонии белые или серые..........................3
– Колонии красноватые........................C. rhodospermum
3. Имеются микроконидии и макроконидии до 70 мкм длиной........
....C. stilbophilum
– Только микроконидии, до 15 мкм..............C. peronosporae

C. luteoviride Deighton et Pirozynski, 1972. – Mycol. Papers, 128, 108

Мицелий, проникающий внутрь гимения трутовиков и перитециев грибов, на гниющих стеблях различных трав, в также на их поверхности в виде клочковатых желтоватых колоний. Гифы желтоватые, 1,5–3 мкм в сечении. Конидиеносцы (фиалиды) в виде боковых веточек гиф, прямостоячие, щетинковидные, без перегородок или с одной перегородкой у основания, желтоватые, 30–50X2–2,5 мкм, около вершины 0,5–1 мкм в сечении. Конидии бесцветные, цилиндрические или удлиненно-овальные. с округленным верхним концом, обычно с 1 перегородкой, иногда без перегородок, 16(20)X3–4 мкм, нижний конец несколько вытянут трубочкой, 5–2,5 мкм. Возникают конидии акрогенно и скопляются в слизистых кучках. На агаре Чапека колонии из нежного светло-серого мицелия. Гифы 3–4 мкм в сечении, слабоветвистые, образующие по бокам простые конидиеносцы, 46–200X3–4 мкм, с конидиями, заключенными в шаровидные ослизненные головки. Конидии одноклеточные, очень редко двуклеточные, эллиптические, бобовидные и продолговатые, с округленными концами, иногда слегка согнутые, 4–10X2,5–3,5 мкм. Через 15–20

суток формируются разбросанные маленькие зеленые подушечки спородохиев. Здесь конидиеносцы толстоватые, короткие, 8–12X4–6 мкм, с пучком стеригм, наверху которых образуются макроконидии, слегка согнутые, с тупозакругленными концами, без ножки, с 2–5 перегородками. Трехклеточные конидии – 10–12X3–5 мкм, четырехклеточные – 12–20X5–7 мкм; 5–6-клеточные – 20–40X6–8 мкм.

На различных грибах. Выделен с Fomes foemntarius около Москвы (133).

C. obtusisporum (Cke. et Harkn.) Wr., 1928. – Z. f. Parasit., 1, 152, 8

Syn. Ramularia obtusispora (Cke. et Hakr.) Wr., 1917. – Ann. mycol., 15

Колонии в виде белого студенистого налёта на поверхности хозяина. Конидии цилиндрические, большей частью утонченные на вершине и притупленные у основания, с 1–2 (редко 3) перегородками, с 1 перегородкой – 32X4,8 мкм, с 2 перегородками – 36,4X5,4 мкм, с 3 перегородками – 30–42X3,8–6,3 мкм. На сусло-агаре колонии матовые, слизистые, морщинистые, ребра тонкие извилистые (не радиальные). Оборотная сторона светло-желтая. Гифы переплетенные, образующие цилиндрические, простые, слабо дифференцированные конидиеносцы, собранные пучками. Конидии акрогенные, в цепочках по 2–4 штуки, в молодых колониях без перегородок, затем 1–3-клеточные, 15–40X1,2–3 (4,5) мкм, один конец всегда более заострен, чем другой. В старых колониях конидии распадаются по перегородкам (рис. 22).

На Ovularia monosporia и Aureobasidium caulivorum около Москвы (54).

C. peronosporae (Fautr. et Lambotte) Rudak. comb. nov.

Syn. Fusidium peronosporae Fautr. et Lambotte, 1896. – Rev. mucol., 18, 69

Мицелий эндогенный и на поверхности хозяина. Конидиеносцы простые, бесцветные, до 40 мкм длины, сверху тупые или угловатые. Конидии одноклеточные или с 1–2 перегородками, удлиненные, яйцевидные, веретеновидные, 6–13X3–4 мкм, бесцветные, собраны в простые или разветвленные цепочки. На агаре Чапека колонии войлочные, простирающиеся, серовато-бурые. Гифы 2–5 мкм в сечении, конидии бесцветные или светло-бурые, 6–13X2,5–4 мкм.

На Verticillium dahliae, в Крыму (177).

C. rhodospermum (Cda.) Rudak. comb. nov.

Syn. Fusidium rhodospermum Cda., 1838. – Icon. Fung., 2, 1

Колонии в виде очень маленьких красноватых кучек подушечек на поверхности хозяина. Конидии продолговатые, прямые, притупленные, 1,5X6,5 мкм. На сусло-агаре колонии с уплотненной темно-красной стромой и светлым паутиновым налётом. Спороношение двух типов. Образуются простые или вильчато-собранные фиалиды, суживающиеся к вершине, и из них выталкиваются бесцветные конидии, 2,5–3,5X1,5–2 мкм, группирующиеся в слизистые головки. Наряду с этим боковые ветви воздушных гиф расчленяются на веретеновидные или удлиненные одноклеточные артроспоры, 5–17X2,5–4 мкм, собранные в длинные цепочки (рис. 22, *д*).

На Fomes sp., в Молдавии.

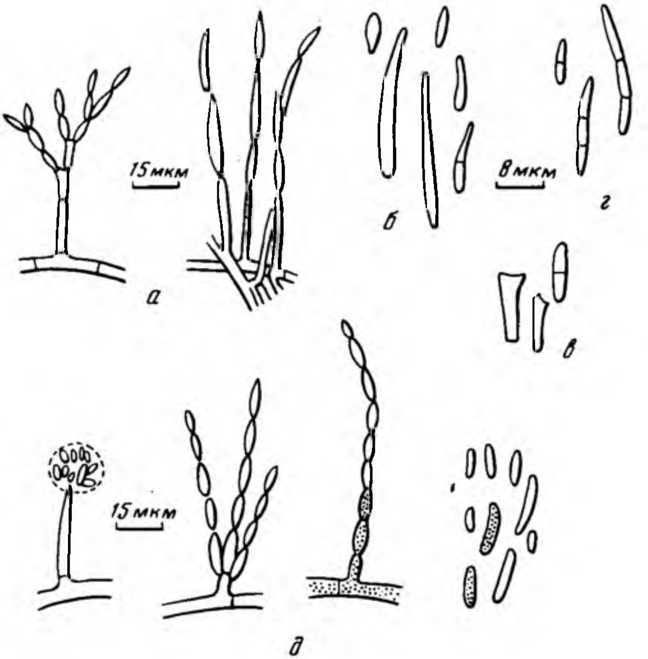


Рис. 22. Строение спороносного аппарата у видов рода Cylindrocarpon: *а–г* – C.obtusisporum; *а* – конидиеносцы, *б* – конидии; *в* – артроспоры; *г* – конидии в старых коллекционных культурах ; *д* – C. rhodospermum(ориг.)

C. stilbophilum (Cda.) Rudak. comb. nov.

Syn. Fusidium stilbophilum Cda., 1838. – Icon. Fung., 2, 2

Мицелий беловатый, простирающийся по гимению хозяина, слабо заметный. Конидии очень длинные, обвисшие и полусогнутые, с обоих концов заостренные, бесцветные. В культурах без хозяина растет слабо. В совместной культуре обвивает гифы хозяина. Конидиеносцы простые или ветвистые, рассеянные. Микроконидии 8–15(25)X5–8 мкм с 0–1(2) перегородками, овальные, прямые или слегка клювовидно-согнутые. Макроконидии удлиненно-цилиндрические, с суженными концами, прямые, полусогнутые, волнистые, обычно без перегородок, иногда с 1–2 перегородками, 30–70X4–5 мкм.

На Auerobasidium caulivorum и в гифах Sepedonium mucorinum, около Москвы (410) и на Fomes sp. – в Молдавии (257).

ПРИЛОЖЕНИЕ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КУЛЬТУР МИКОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ

Сбор микофильных грибов в природе и выделение их на питательные среды с одновременным отбором штаммов, отличающихся по разным показателям, позволили создать коллекцию культур этой экологической группы микроорганизмов. Почти все культуры были изучены по единой схеме экспериментальных методов. Эти методы описаны в главе I. Ряд культур был получен в порядке обмена из других коллекций. Они также включены в схему экспериментальных исследований.

Характеристика коллекционных культур по ряду физиологических показателей может содействовать выбору культур для дальнейшего использования в различных направлениях. При этом необходимо учитывать, что в приводимую ниже таблицу включены данные только собственных исследований, а литературные сведения даны в тексте главы I. Это связано с трудностями архитектурного построения универсальной таблицы, так как разные авторы ставили неодинаковые задачи.

В этой сводной таблице приняты следующие обозначения.

Графа 1. Название микофильного гриба. Если несколько видов принадлежат к одному роду, то родовое название написано для первого из них, а принадлежность к этому роду всех последующих видов показывает стоящая впереди точка. Цифра за видовым названием – номер культуры по "Каталогу культур Всесоюзной коллекции непатогенных микроорганизмов" (изд. 1976 г.) или новому его изданию "Каталог культур микроорганизмов, поддерживаемых в учреждениях СССР" (1981 г.). В тех случаях, когда номер культуры не указан, она не включена во Всесоюзный каталог микроорганизмов. При этом в первом из них микофильные грибы приведены самостоятельным разделом (с. 165), а во втором – включены в общий список грибов, но с добавлением к индексу буквы "M" (ВКМ MF). Без указания полного индекса коллекция может выслать ошибочно другой гриб, так как цифровые обозначения дублируются. Культуры, полученные из других коллекций, имеют (в скобках) указание на источник: ATCC – Американская коллекция типовых культур, CBS – Центральное бюро плесневых культур (Нидерланды).

Графа 2. К какой физиологической группе относится гриб на основании комплекса показателей: типа паразитизма (эндогенное, экзогенное, некрогенное) и его изменчивости на разных хозяевах, активности антибиотических веществ, выраженности сапротрофных свойств в природе и эксперименте. Принята [Rudakov, 1978] следующая неменклатура: I – биотрофы, II – факультативные некротрофы, III – факультативные биотрофы, IV – некротрофы, V – полусапротрофные микофилы, VI – сапротрофные ассоцианты.

Графа 3. Виды фитопатогенных грибов (нашего тест-набора), против которых проявляется подавляющий эффект (независимо от типа физиологического воздействия): B. – Botrytis cinerea Fr., H. – Helminthosporium sativum Pammel, King et Bakke, V. – Verticillium

dahlae Kleb., F. – Fusarium oxysporum Schlecht., S. – Sphaceloma ampelinum de By., Ph. – Phytophthora infestans de By., P. – Puccinia graminis Pers., St. – Septoria nodorum Berk., E. – Erysiphe cichoracearum DC. (последний только для Ampelomyces).

Графа 4. Антибиотическая зона вокруг дисков на газоне тест-вида: + – до 5 мм, ++ – более 5 мм.

Графа 5. Номер питательной среды, на которой наблюдался лучший рост гриба (больший вес мицелия). Все среды содержали одинаковый минеральный комплекс (в %): KH_2PO_4 – 0,2; K_2SO_4 – 0,2; $MgSO_4$ – 0,2; $FeSO_4$ – 0,01; $CuSO_4$ – 0,01; $MnSO_4$ – 0,1 и 1%-ный кукурузный экстракт. К такой основе добавлялись: среда 1 – сахарозы 5%; среда 2 – глюкозы 5% + пептона 1%; среда 3 – крахмала 5% + NH_4NO_3 0,5%.

Графа 6. Активность протеолитических ферментов (по реакции на эмульсионном слое фотопленки): + – средняя, ++ – значительная.

Графа 7. Ацилазная активность. Синтез более 0,05 ед/мл ферментов, осуществляющих гидролиз пептидной связи пенициллинов с образованием 6-аминопенициллиновой кислоты (6-АПК) при воздействии на ампицилин (А), феноксиметилпенициллин (Ф), бензилпенициллин (Б).

Графа 8. Дрожжелитическая активность в баллах: ноль – отсутствие активности; 1 – зона полного лизиса убитых клеток дрожжей в агаре до 3 мм от кромки мицелия микофильного гриба; 2 – зона до 5 мм, или до 15 единиц активности при анализе по методике Шкляр и Шукан [1976]; 3 – зона более 5 мм, или более 15 единиц активности.

Графа 9. Значительное подавление гриба фунгицидами: Мн – манебом, Ц – цинебом, Мр – морестаном, Х – хлорокисью меди.

Во всех графах знаком минус показано отсутствие заметной активности, а в тех случаях, когда опыт не проводился, знака нет.

Физиологическая характеристика культур микофильных грибов

Название гриба и номер культуры по каталогу ВКМ (раздел MF)	К какой физиологической группе относится	Против каких видов теста проявляет микопаразитизм	Антибиотические вещества	Номер питательной среды	Ферментативная активность: протеазы	Ферментативная активность: ацилазы к формам пенициллина	Ферментативная активность: лизис стенок дрожжей	Токсичные фунгициды
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Acladium								
curvatum 135	VI	B.	–	1	–	Ф.	1	Мн.Ц
. dubium 224	IV	B.H.V.F.	+	1	–	–	1	Мн.Ц
. fimbriatum 37	VI	–	–	1	–	Ф.	2	–
Acremonium								
alternatum 19	II	V.Ph.P.	+	3	++	А Ф	3	Мн.
. alternatum 99	II	B.P.	+	2	++		2	–
. alternatum 127	II	V.Ph.F.P.	+	2	–		3	–
. alternatum 134	II	B.H.V.F.P.	+	2	++		2	–

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. alternatum 220	II	B.H.Ph.P.	++	2	++		3	–
. alternatum 285	II	B.H.P.	+	3	++		3	–
. alternatum 461	II	B.	+	2	+	А Ф	3	Мн.Ц
. alternatum 520(CBS)	II	B.	+	2				
. alternatum 521(CBS)	II	B.	+	2				
. arxii 139	II	B.Ph.P.	+	2	++		2	–
. arxii 119	II	B.P.	+	2	–		2	–
. arxii 522(CBS)	II	B.H.	+	2	+			
. bactrocephalum 143	II	B.St.	+	2	++		2	Мн.Мр.Ц
. bactrocephalum 523 (CBS)	II	B.	+	2				
. biseptum 524(CBS)	II	B.	+	2				
. butyri 121	III	V.Ph.	+	3	–		3	–
. butyri 278	III	V.Ph.P.	+	1	+	А Ф Б	2	–
. butyri 525(CBS)	III	B.Ph.P.	+	3	–		2	
. crotocinigenum 407	II	B.	+.	1	–	А Ф	2	–
. crotocinigenum 526 (CBS)	II	B.	+	1				
. crotocinigenum 527 (CBS)	II	B.St.	+	1				
. crotocinigenum 528 (CBS)	II	B.St.	+	1				
. cymosum 456	II	BS.	+	1	–	Ф	2	Мн.Ц
. domschii 438	II	B.	+	1	+		3	Ц.
. curteps	III	B.Ph.P.	++	3	–		2	–
. domschii 529(CBS)	III	BB.		1				
. hansfordii 122	II	B.	+	2	–		2	–
. implicatum 540(CBS)	III	B.	+	1				
. incrustatum 95	II	B.P.	+	3	++		3	
. incrustatum 530(CBS)	II	B.	+	2				–
. lichenicola 531 (CBS)	II	B	+	2				
. murorum 532(CBS)	II	B.St.	+	2				
. polychromum 533 (CBS)	II	B.St.	+	1				
. roseogriseum	III	B.H.P.	++	1	+		2	–
. rutilum 534(CBS)	III	B.	+	2				
. sclerotigenum 535 (CBS)	III	B.	+	1				
. sclerotigenum 536 (CBS)	III	B.	+	1				
. sclerotigenum 537 (CBS)	III	B.	+	1				
. strictum 538(CBS)	II	B.	+	2				
. strictum 539(CBS)	II	B.	+	1				
. zonatum 85	III	B.	+	1	–	А Ф	1	Мн.Ц.
. zonatum 323	II	B.V.Ph.	+	1	–		1	Мр.
Actinomucor elegans	V	–	–	2	+		0	Мн.Ц.
Alternaria								
alternata 63	VI	–	–	2	+		0	–
. alternata 94	VI	–	–	1	–	Ф	0	Ц.
. alternata 97	VI	–	+	1	+		2	–
. alternata 230	VI	–	–	1	–		0	–
. alternata 402	VI	–	+	1	–		0	–

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Amblyosporium								
botrytis 302	V	St.	+	2	+		1	–
Ampelomyces								
artemisiae 179	I	E.	–	1	+	–	0	–
. artemisiae 332	I	E.	–	1	+	–	0	Мр.
. artemisiae 333	I	E.	–	1	+	–	0	Мн.Ц.
. artemisiae 346	I	E.	–	1	–		0	Мн.Ц.
. artemisiae 352	I	E.	–	1	–		0	–
. heraclei 245	I	B.E.	+	1	–		0	Мн.Мр.Ц.
. humuli 248	I	E.St.	+	1	+	–	0	Мн.Ц.
. humuli 353	I	E.	+	1	+		0	Мн.Ц.
. novoae 272	I	E.	–	1	–		0	Мн.Мр.Ц.
. plantaginis 347	I	E.	–	1	–		0	Мн.Ц.
. parasiticus 364	I	E.	–	1	–	–	0	Ц.
. phlomidis 345	I	E.	–	1	–		0	Мн.Ц.
. phlomidis 355	I	E.	–	1	–	0	0	Мн.Мр.Ц.
. polygoni 197	I	E.	–	1	–	–	2	Мн.Ц.
. polygoni 368	I	E.	–	1	–	–	2	Мн.Ц.
. quercinus 349	I	E.	–	2	+	А	0	–
. quisqualis 283	I	E.	–	2	+		1	–
. ulicis 335	I	E.	–	1	–	А Б	3	Мн.Мр.
. ulicis 342	I	E.	–	1	–	–	1	–
. ulicis 354	I	E.	–	1	+	А	0	Мн.Ц.
. ulicis 369	I	E.	–	2	+		0	Мн.Ц.
. ulicis 385	1	E.	–	3	+		0	Мн.Ц.
. ulicis 486	I	E.	–	3	–		0	Мр.
. uncinulae 484	I	E.	–	1	–		1	Мн.Ц.
Aphanocladium								
album 541	II	B.	+	1				
Aposphaeria								
caespitosa 18	V	–	–	1	–		2	ц.
Aspergillus								
. fumigatus 36	V	B.H.V.	++	1	+		2	Мн.Мр.Ц.
. fumigatus 252	V	V.P.	+	1	+		2	Мн.Мр.Ц.
. fumigatus 254	V	Ph.P.	+	1	+		2	Мн.Мр.Ц..
A. niger 185	V	B.V.Ph.P.St.	+	2	++		2	–
. niger 187	V	B.V.F.Ph.P.	+	2	+		2	–
. virens 321	V	B.F.P.	+	1	–	А Б	0	–
Aureobasidium								
pullulans 82	V	B.H.S.	++	2	++		2	Ц.
. pullulans 111	V	B.S.	+	1	++		2	Ц.
. pullulans 176	III	S.Ph.	+	1	–	А Ф Б	3	Ц.
. pullulans 188	IV	S.Ph.P.St.	+	2	++		2	Ц.
. pullulans 191	IV	V.Ph.	++	2	++		2	Ц.
. pullulans 472	V	B.S.	+	1	++		3	Ц.
Beauveria								
bassiana 80	VI	Ph.	+	2	+		2	Ц.
. bassiana 166	VI	B.V.S.P.	–	1	–		1	Ц.
Botryoxylon								
geniculatum 144	III	B.H.V.F.S.	++	3	+	Ф	2	Мн.Ц.
. geniculatum 363	III	B.H.V.S.	++	3	+		1	Ц.
. geniculatum 442	III	B.H.V.S.	++	3	+		1	Ц.

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Botrytis								
cinerea	VI	–	–	1	–		0	Ц.
. cinerea 270	VI	B.H.F.S.	–	1	–		1	Ц.
. cinerea 51	VI	V.	++	1	–		1	Ц.
. cinerea 155	VI	B.H.V.F.S.Ph.	+	1	–	Б	2	Мн.Ц.
. cinerea 210	VI	–	–	1	–		0	Ц
. gonatobotryoides 205	IV	B.V.	+	3	–		1	Ц.
. gonatobotryoides 206	IV	V.	++	3	+		2	Ц.
. gonatobotryoides	IV	B.V.	–	3	–		1	Ц.
Calcarisporium								
arbuscula 251	III	H.V.F.S.	++	1	+		3	Мн.Мр.Ц.
. arbuscula 266	III	B.H.F.S.Ph.P.	+	2	+		2	Мн.Ц.
. arbuscula 259	III	B.V.	++	2	+		2	Мн.Ц.
. arbuscula 269	III	B.V.S.	++	2	+		2	Мн.Ц.
. arbuscula 279	III	B.	+	2	+		2	Мн.Ц.
. arbuscula 563(ATCC)	III	B.H.S.	+	2				
. arbuscula 413	III	B.V.	++	2	+	Ф	3	Ц.
. arbuscula 449	III	B.	+	2	+		2	Ц.
. arbuscula 452	III	B.	+	2	+		3	Ц.
. parasiticum 564 (ATCC)	III	B.H.S.	+	1				
Chaetomium								
cochlioides 93	IV	B.H.V.F.Ph.St.	+	1	–		0	Ц.
. cochlioides 340	V	B.St.	–	1	–		0	Ц.
. elatum 217	IV	B.H.V.S.St.	–	3	–	Ф	0	Ц.
Chrysosporium								
asperatum 566(CBS)	II	B.V.S.St.	+	1	–		3	
. keratiophilum 567 (CBS)	II	B.St.	+	1	–		2	
. pannorum 570 (ATCC)	II	B.V.S.	+	1				
Cladobotryum								
binatum 279	III	F.Ph.P.	++	2	+	А Ф	1	Мн.Ц.
. binatum 430	III	B.V.	++	2	–		1	–
. binatum 431	III	S.	++	2	–		2	Мн.Ц.
. binatum 432	III	B.H	+	2	–		1	Ц.
. varium 151	III	B.H.V.F.S.Ph.P. St.	++	2	+	Ф	3	Ц.
. varium 131	III	F.Ph.P.St.	++	2	+	–	3	Ц.
. varium 274	III	B.H.V.F.S.Ph.P. St.	++	2	++		3	Мн.Ц.
. varium 276	III	B.H.V.F.S.Ph.P. St.	++	1	++		3	Ц.
. varium 277	III	B.H.V.F.S.Ph.P. St.	++	2	+		3	Мн.Ц.
. varium 430	III	B.H.V.F.S.St.	++	1	++		3	–
. verticillatum 186	III	B.V.F.P.	++	2	–		1	Мн.Мр.
. verticillatum	III	B.V.F.	++	2	–	–	1	Мн.Ц.
Cladosporium								
aecidiicola 28	V	H.	–	2	–	А Б	1	Ц.
. aecidiicola 127	V	H.	–	2	–		1	Ц.
. balladinae 390	V	V.S.	++	3	–		1	Ц.
. elegantulum 12	VI	–	–	1	–		3	Ц.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. epichlois 389	V	B.V.	+	1	–		2	Ц.
. herbarum 56	V	–	–	3	–	Ф	1	Ц.
. herbarum 110	V	–	–	1	–		3	Ц.
. herbarum 200	V	–	–	1	–	Б	3	Ц.
. herbarum 229	V	H.S.P.	++	1	–	Ф	3	Мр.Ц.
. herbarum 249	V	–	–	1	–	–	1	Мн.Ц.
. herbarum 414	V	–	–	1	–		1	Ц.
. herbarum 246	V	–	–	1	–		3	Ц.
. hordei 5	V	–	–	1	+		1	Ц.
. secedens 405	V	V.	–	1	–	–	0	Ц.
. secedens 424	V	–	–	1	–		0	Мн.Ц.
. tranchelii 35	V	–	+	3	–		0	Ц.
. tuberculatum 215	V	B.H.V.F.	+	1	–	А Ф	1	Ц.
. umbrinum 422	V	B.F.S.	+	1	–		1	Ц.
Colletotrichum sp. 574 (ATCC)	III	B.H.V.S.	+	1				
Cryptoleptosphaeria moravica 468	V	–	+	1	+	–	3	Мн.Ц.
Cylindrium sp.	VI	–	–	1	–		2	Мн.Ц.
. cordae 23	VI	–	–	1	–	А	2	Мн.Ц.
Cylindrocarpon album 575(ATCC)	III	B.St.	+	1				
. ohtusisporum 54	V	B.H.F.	+	2	+		1	–
. peronosporae 178	IV	V.	+	1	+		2	–
. rhodospermum 257	V	H.St.	++	2	+		2	–
. stilbophilum 410	I	B.H.V.F.S.	+	2	+	–	3	Мн.Мр.Ц.
Cylindrocephalum stellatum 33	VI	B.	+	1	–	–	1	Ц.
. stellatum 293	VI	B.	–	1	–		1	Ц.
Cylibdrophora alba 26	III	B.V.S.P.	++	2	++		3	Мн.Ц.
Dactylium boletorum 275	III	V.P.	++	1	+		2	Мн.Ц.
. dendroides 6	III	B.F.St.	++	1	++		3	Мн.Ц.
. dendroides 8	III	B.V.	++	1	++		3	Мн.Мр.Ц.
. dendroides 17	III	B.V.F.S.St.	++	1	+		3	Мн.Ц.
. dendroides 25	III	H.St.	++	1	++	А Ф Б	3	Мн.Ц.
. dendroides 86	III	B.V.	++	2	++	А Ф Б	2	Мн.Ц.
. dendroides 24	III	B.V. St.	+	2	++		3	
. fusarioides 576 (ATCC)	III	B.V.S.St.	+	1				
Darluca australis 235	II	P.	+	1	–		1	Мн.Ц.
. filum 52	II	B.H.V.F.S.P.	++	1	+		2	Мн.Ц.
. filum 236	II	H.V.P.	++	1	+		2	Мн.Ц.
. filum 474	II	B.H.P.	++	1	–		1	Мн.Ц.
. filum 577(ATCC)	II	B.H.P.	+	1	+		1	
Dendrodochium epistromum	VI	–	–	1	–		1	-
Dendryphion nanum 578 (ATCC)	V	B.S.St.	–	1				
Didymopsis helvellae 284	III	B.V.St.	+	1	++	–	3	Мн.Ц.
Diplocladium majus 292	III	V.S.	+	1	+	–	1	Мн.Мр.Ц.
majus 459	III	V.S.	+	1	–		1	Мн.Мр.Ц.

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. penicilloides 273	III	B.H.V.	++	2	+	A.	3	Мн.Ц.
. penicilloides 421	III	B.H.V.	+	2	+		3	
Echinobotryum								
atrum 152	IV	V.Ph.P.St.	+	1	++	–	1	–
. rubrum 218	IV	V.S.	+	1	+	–	1	–
Ectostroma polypori	V	–	+	2	++		2	–
Epicoccum nigrum	IV	–	–	3	–		2	–
Fusarium								
aquaeductuum 154	IV	V.St.	++	1	–	A.Ф.	2	Ц.
. avenaceum 145	IV	–	+	2	–		2	Ц.
. avenaceum 173	III	B.Ph.P.	+	2	++	A.Ф.	1	Ц.
. epistromum 112	VI	B.	+	1	++		1	Ц.
. epistromum 261	VI	–	–	1	+		0	Ц.
. equiseti 480	VI	–	–	1	–		0	Ц.
. flocciferum 485	VI	St.	–	1	–		0	Ц.
. heterosporum 41	V	B.V.St.	–	1	–		0	Ц.
. lateritium 404	VI	–	–	3	–		0	Ц.
. lateritium 168	IV	B.V.Ph.P.	++	2	+		1	Ц.
. moniliforme 21	VI	St.	–	2	++		0	Ц.
. nivale 20	III	B.St.	–	2	–		0	Ц.
. nivale 44	III	B.H.St.	–	2	–	A.	0	Ц.
. nivale 67	III	B.H.P.	++	1	+		1	Ц.
. oxysporum 106	V	B.	+	2	–		0	Ц.
. oxysporum 107	VI	St.	–	2	–		0	Ц.
. oxysporum 216	V	H.V.S.St.	+	2	+		0	Ц.
. oxysporum 217	VI	–	–	1	–		0	Мр.Ц.
. oxysporum 219	IV	H.S.Ph.St.	+	1	++		0	Ц.
. oxysporum 227	IV	B.V.F.Ph.St.	+	3	–		0	Ц.
. oxysporum 265	IV	B.V.S.P.St.	+	2	++		0	Мр.Ц.
. oxysporum 314	I	B.	–	3	++		1	Мн.Ц.
. pucciniophilum 159	II	B.H.V.F.Ph.P St.	++	1	++	БФ	1	Мн.Ц.
. pucciniophilum 160	II	B.H.V.F.Ph.P.	++	1	+	Ф	1	Мн.Ц.
Geomyces								
pannorum 114	II	B.V.St.	+	1	–		2	Мн.Мр.Ц.
. pannorum 165	II	B.V.S.St.	+	1	–		2	Мн.Мр.Ц.
. pannorum 458	II	B.V.St.	+	1	–		2	Мн.Мр.Ц.
Geotrichum								
candidum 578 (ATCC)	VI	–	–	1	–			
Gilmaniella humicola	V	V.S.	–	1	+		0	X.
Gliocladium album 84	III	H.F.S.St	++	1	+		2	Мн.
. album 100	III	B.H.S.	+	3	+		2	Мн.
. comtus 161	II	P.St.	+	1	++		2	Мн.Мр.Ц.
. penicilloides 4	III	B.H.V.Ph.P.St.	++	1	++		3	Мр.Ц.
. roseum 68	V	B.St.	+	2	++		2	–
. virens	IV	B.H.V.F.S.St.	++	2	+		1	–
. viride 40	IV	B.H.St.	++	2	+		3	–
. viride 46	IV	B.H.F.Ph.P.	++	2	+	–	3	–
. viride 96	IV	V. Ph.	++	2	+		3	Мн.Мр.
Gliomastix								
gutturiformis 581 (ATCC)	III	B.H.V.F.S.	+	1				

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Gloeosporium aecidiophylum 582 (ATCC)	III	B.	+	1				
Gonatobotrys simplex 583 (ATCC)	II	B.	–	1				
Hansfordia triumfettae 244	III	B.H.V.F.S.Ph.P.	++	2	+	Ф	1	Мн.
Haplaria repens 142	V	Ph.P.	–	3	–		1	Мн.Ц.
Haplographium fuscipes 420	IV	H.	++	1	+		1	Мн.Ц.
fuscipes 453	IV	B.	+	1	++		1	Мн.Ц.
Helminthosporium sp.	VI	St.	–	1	+		0	Ц.
Hyalopus mycophilus 280	II	B.H.V.Ph.P.St.	–	1	++		0	Ц.
Jacobia conspicua 479	V	B.V.	1	–		А Ф Б	1	–
Macrosporium obtusum	VI	–	+	3	–		2	Ц.
. obtusum 72	VI	–	–	3	–		3	–
Macrosporium sp. 174	VI	–	–	1	–		0	–
Macrosporium sp. 192	VI	–	–	1	–		1	–
Macrosporium sp. 233	VI	–	–	1	–		1	–
Malbranchea pulchella 92	VI	Ph.	+	3	–		2	Мн.Ц.
. pulchella 225	VI	–	–	1	–	–	0	Мн.Ц.
. pulchella 584 (ATCC)	VI	–	–	1	–			
Melanospora coemansii	V	B.V.	+	3	–	А	0	–
Monatospora pumilum 81	III	B.H.Ph.	+	1	+		0	–
Monilia fungicola 301	IV	B.V.	++	1	+	А	1	–
. megalospora 170	II	V.H.V.F.St.	+	3	–		3	–
. mycophila 167	III	Ph.	+	1	+		1	–
Monocillium exsolum 337	VI	–	+	3	+		1	Ц.
. nordinii 542(CBS)	VI	–	–	1				
. tenue 543(CBS)	VI	–	–	1				
. tenue 544(CBS)	VI	St.	–	1				
Monosporium agaricinum 287	III	B.H.V.F.S.Ph.	+	2	+		3	Мн.Мр.Ц.
. agaricinum 290	III	B.V.	++	2	++		3	Мн.Мр.Ц.
. agaricinum 291	III	B.V.	++	2	++		3	Мн.Мр.Х.Ц.
. agaricinum 327	III	B.S.Ph.	++	2	+		3	
. meliolicola 118	V	V.	–	2	+		2	Мн.
. spinosum	V	F.P.	–	2	–		0	–
Mortierella bisporalis 324	III	B.H.V.Ph.P.	++	1	+		2	Мн.
. dichotoma 439	IV	Ph.	+	2	+		2	Мн.
. elasson 466	IV	B.H.V.F.	+	2	++		2	–
. elasson 470	IV	B.H.V.	+	2	++		2	–
. hygrophila 460	III	B.	+	2	–		1	Мн.Мр.Ц.Х.
. isabellina	IV	B.H.V.F.S.Ph.St.	++	2	+		2	Мн.Мр.Ц.
. isabellina 490	V	B.	+	2	–		0	Мн.Мр.Ц.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. minutissima 297	IV	B.H.V.F.S.Ph.	++	3	+		2	Мн.Мр.Ц.
. nigrescens 309	IV	B.V.P.	++	2	+		2	–
. rostafinskii	IV	Ph.	++	2	–		1	Мн.Ц.
Mucor								
globosus 382	V	V.	–	3	–		0	–
. globosus	V	B.V.Ph.P.	–	3	–		0	–
. hiemalis 318	IV	V.F.S.Ph.	+	3	–		1	–
. hiemalis 320	IV	H.V.F.S.Ph.	++	3	–		1	–
. hiemalis 308	IV	B.V.F.Ph.St.	+	3	–		1	–
. racemosus 289	IV	B.V.F.S.Ph.	+	3	–		1	Ц.
. racemosus 298	IV	B.V.F.S.Ph.	+	3	–		1	Ц.
. racemosus 299	IV	B.H.V.S.	++	3	–		1	Ц.
. racemosus 386	IV	B.V.St.	+	3	–		1	Мн.Мр. Ц.
. ramannianus 316	IV	B.H.V.F.S.P.St.	++	3	–		2	Мн.Мр. Ц.
. ramannianus	IV	B.H.V.	+	3	–		1	–
. sciurinus	IV	B.H.V.F.S.P.	++	3	–		1	–
Myceliophthora								
lutea 150	II	Ph.	–	2	–		0	–
Mycogone								
alba 89	III	B.	–	1	–		1	Мн.Мр. Ц.
. cervina	III	B.	+	1	–		1	Мн.Мр. Х.Ц.
. rosea 281	III	B.	++	1	–		2	Мн.Мр. Х.Ц.
. rosea 370	III	B.	+	1	–		1	
. rosea 423	III	B.	+	1	+		3	Мн.Мр. Ц.
. rosea 451	III	B.	–	1	–		0	Мн.Мр. Х.Ц.
Mycosticta								
cytosporicola 403	V	V.	+	1	–	A.	1	–
. cytosporicola 489	V	B.V.	+	1	–	A.	1	–
Myrothecium								
verrucaria 78	IV	B.V.F.Ph.P.St.	++	2	++		1	–
. verrucaria 585(ATCC)	IV	B.S.	++	1	++		3	–
Niesslia								
exilis 547(CBS)	III	B.	+	1				
Oospora								
aequivoca 254	IV	B.H.V.F.Ph.	+	2	–		0	–
. aequivoca 262	IV	B.H.V.F.S.P.	+	2	–		0	–
. candidula 222	III	B.H.V.F.S.P.	+	2	++		2	Мр.Ц.
. candidula 482	III	B.H.V.F.St.	+	2	+		2	
. ferruginea 262	II	B.	++	3	–		1	Мн.Мр. Ц.
. hyalinula 77	II	B.St.	++	3	+		1	Мн.Ц.
. hyalinula 169	II	B.	++	3	+		1	Мн.Ц.
. hyalinula 375	II	B.V.Ph.	–	3	–		0	Мн.Мр. Ц.
. hypoxylicola 138	II	B.H.V.	++	2	+		1	Мн.Ц.
. hypoxylicola 138a	III	B.H.V.	++	2	+		2	Мн.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. klebahni 59	VI	–	–	2	–	А	0	–
. meliolae 258	III	B.V.S.P.	++	1	+		2	–
. nectricola 113	IV	B.Ph.	+	2	+	Ф	3	–
. nectricola 471	IV	B.V.Ph.	+++	2	++	Б	2	Мр.Ц.
. nicotianae 120	VI	–	–	3	++		2	Мн.Мр. Ц.
. nicotianae 180	VI	–	–	3	–		1	
. nivea	VI	–	–	2	+		1	
. pullulans 10	VI	–	–	3	–		0	–
. pullulans 11	VI	–	–	3	–		0	–
Penicilium								
albicans 487	V	B.	–	2	+		2	–
. camemberti 13	V	B.S.Ph.	+	1	++		2	–
. camemberti 233	V	B.	–	1	+		2	–
. camemberti 267	V	–	–	2	+		2	–
. caseicolum 294	V	B.St.	+	2	–		1	–
. citrinum 30	V	–	–	1	–		1	–
. citrinum 48	V	Ph.P.St.	+	2	–		1	–
. commune	VI	–	–	2	+		1	–
. cyaneofulvum 228	IV	V.Ph.P.	++	3	+		2	Мн.
. fellutanum 429	VI	–	–	1	–		0	–
. lanosum 7	V	–	–	1	+		3	–
. lanosum	V	Ph.	+	1	+		3	–
. lilacinum 124	IV	V.S.P.	++	3	++		3	–
. luteum 49	V	–	+	2	+		3	–
. luteum 126	V	–	–	2	+		3	Мн.Мр.Ц.
. novaezeelandiae 586 (ATCC)	V	B.S.	+	1				
. novaezeelandiae	V	B.	+	2	++		2	–
. puberulum 115	V	B.	+	2	+		2	–
. purpurogenum 425	V	B.H.	+	1	++		2	–
. rugulosum 88	V	–	+	1	++	Ф	1	–
. spinulosum 190	V	St.	+	1	–		1	–
. stoloniferum 79	IV	B.	+	2	–		1	–
. stoloniferum 469	IV	B.H.V.S.	++	2	–		2	–
. tardum 282	III	B.H.V.F.S.Ph.	++	2	+		1	–
. umbonatum 417	V	V.	++	2	+		2	Мр.Ц.
. vermiculatum 234	V	B.St.	+	1	–		0	Мн.Ц.
. vermiculatum 447	V	S.	–	1	++		2	–
Pharcidia								
epicymatia	V	–	–	2	–		0	–
Phoma								
agaricicola	IV	B.	++	2	–		1	–
Phyllosticta								
pucciniospila 50	V	V.F.P.	+	1	–	Ф	0	–
Physalospora								
colemae	V	V.	+	2	–		0	–
colemae 344	V	–	+	2	–		0	–
Piptocephalis								
benjaminii 587 (ATCC)	I	B.S.	–	1				
cylindrospora 588 (ATCC)	I	B.	–	1				

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. repens 689(ATCC)	I	B.S.	–	1				
. unispora (ATCC)	I	B.	–	1				
Phialophora								
gougerotii 590 (ATCC)	V	S.	–	1				
Pyrenochaeta								
mitteriella 109	V	–	++	1	++		0	Ц.
. erysiphoides	V	B.	–	2	–		0	Мн.Мр. Ц.
Rhacodium								
nidulus 180	V	–	+	2	–		1	–
Rhinotrichum								
aureum 383	III	B.H.V.F.S.Ph.	+	2	–		1	–
. alterosum	III	B.V.	+	1	–		0	–
Sclerotium								
fungorum	VI	–	–	2	–		0	Мн.Ц.
. rhizodes 9	VI	–	+	1	2		0	Мн.Ц.
Scopulariopsis								
brevicaulis, 137	V	B.H.	+	1	+		2	–
. bravicaulis, 231	IV	B.H.	++	2	++		2	–
. fimicola 101	II	V.P.St.	++	1	+		0	Мн.
Sepedonium								
ampullosporium 441	II	B.	+	1	–		0	Мн.Мр. Ц.Х.
. chrysospermum 16	II	B.H.	++	2	–		1	Мн.Мр. Ц.Х.
. chrysospermum 362	II	B.	+	2	–	Ф	1	Мн.Мр. Ц.Х.
. chrysospermum 385	II	B.	+	2	–		0	
. chrysospermum 409	II	B.	+	2	–	Б	0	Мн.Мр. Ц.Х.
. curvisetum	II	H.F.	+	1	–		0	
. hlorinum	II	P.	+	1	–		0	
. macrosporum 260	II	B.St.	++	1	+	Б	2	Мн.Мр. Ц.
. mucorinum	II	B.H.F.P.	++	1	–		1	Мн.Мр. Ц.
. tulasneanum 171	II	–	–	1	–		0	Мн.Мр. Ц.
Septoria								
aecidiicola 47	IV	V.S.	+	3	–		0	Мн.Мр. Ц.
. aecidiicola	IV	B.P.	+	3	–		0	
Sirosperma								
floridana 412	V	S.	++	1	–	А.Ф.Б.	0	–
Sordaria								
fimicola 169	VI	–	+	1	–		0	–
Spadicoides								
xylogenum	VI	–	+	1	–		0	–
Sphaeronaema								
oxysporum	VI	V.	–	1	–		0	–
. oxysporum	VI	–	–	1	–		0	
Spicaria								
mucoricola	III	B.V.S.	++	2	+		1	
. valdiviensis	V	–	–	2	–		0	

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Spinellus								
chalybaeus 162	V	B.	++	2	+		2	Мн.Мр. Ц.
. chalybaeus 147	V	B.	+	2	+		1	Мн.Мр. Ц.
Sporidesmium								
dolichopus	V	B.V.	+	1	+		1	–
Sporotrichum								
aeruginosum 91	III	V.P.St.	++	1	+		1	Мн.Ц.
. chrysospermum 471	III	B.	+	1	+	Ф.	3	Мн.Мр, Ц.
. chrysospermum 478	III	B.	+	1	+	А.	1	Мн.Ц.
. croceum 416	III	B.F.S.	+	1	+	А.	1	М.Мр.Ц.
. fungicola	III	B.	+	1	–	А.	0	М.
. mycophilum 74	III	B.H.V.F.S.Ph. St.P.	++	3	++		3	М.Мр.Ц.
. parasiticum	V	B.	–	1	–		0	–
. phalloidearum	VI	–	+	2	–		0	–
Stachylidium								
variabile 134	VI	–	–	2	++		3	–
Stemphylium								
pulchrum 388	VI	B.	+	2	–		0	–
Stysanus								
berkeleyi 83	VI	–	–	1	++		2	–
Syncephalastrum								
racemosum 418	III	B.	++	3	–		0	М.Мр.Ц. Х.
. racemosum	III	B.	+	3	–		0	
Syncephalis								
tenuis 463	I	B.H.	–	2	–		0	М.Мр.Ц
Syzygites								
megalocarpus 593 (ATCC)	III	B.S.	+	1				
Tetracolum								
tuberculariae	VI	P.	–	1	–		0	–
Thamnidium								
fulvum	III	Ph.	++	2	–		1	Мн.Мр. Ц.
. fulvum 446	III	B.F.S.	++	2	–		1	Мн.Мр. Ц.
Tilachlidium								
pinnatum 476	V	B.V.S.	+	1	–	–	0	Мн.
Torula								
convoluta	V	B.	+	1	–	–	0	–
. fusca 123	V	–	–	1	+		1	–
. graminis 14	V	Ph.	+	2	++	Б	0	–
. herbarum	V	–	–	1	–		0	–
. scriptum 312	V	–	–	1	–		0	–
Trichoderma								
album 57	III	B.V.S.	+	2	–	А Ф	0	Мн.Мр. Ц.
. album 58	III	V.S.	+	2	–	А Б	0	Мн.Мр. Ц.
. aureoviride 401	IV	B.H.V.S.St.	+	1	+		3	–
. hamatum 303	IV	B.H.V.F.P.	++	2	++		3	–

Приложение (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. harzianum 392	IV	B.V.F.S.	++	2	+		3	–
. lignorum 102	IV	B.H.V.F.St.	++	2	+		3	–
. lignorum 103	IV	B.H.V.F.S.St.	++	3	+		3	–
. lignorum 104	IV	B.V.F.St.	++	3	+		3	–
. lignorum 148	IV	B.H.V.S.St.	++	1	+		3	–
. lignorum 315	IV	B.H.V.F.S.Ph. St.P.	++	1	++		3	–
. lignorum 443	IV	B.H.V.F.S. Ph. P.St.	++	1	+		3	–
. piluliferum 359	IV	B.H.V.F.S.	++	1	+		3	–
. piluliferum 400	IV	B.H.V.F.S.St.	++	1	+		3	–
. polysporum 473	IV	B.H.V.F.S.St.	++	1	++		3	–
. viride 457	IV	B.H.V.F.S.St.	++	1	+		2	–
Trichosporium								
herbarum 194	V	B.P.	+	1	++		2	Мн.Ц.
. herbarum 195	V	B.V.F.S.	++	1	+	A	3	Мн.Ц.
. herbarum 196	V	V.F.	+	1	–		2	–
Trichothecium								
roseum 1	III	B.V.St.	++	2	+		2	–
. roseum 2	III	B.St.	+	2	+		3	–
. roseum 3	III	B.V.F.S.Ph.P. St.	++	3	++		3	–
. roseum 15	III	B.	+	2	++		3	–
. roseum 22	III	B.H.P.St.	++	3	++		3	Мн.Мр. Ц.
. roseum 45	III	B.St.	+	3	+		3	–
. roseum 153	III	B.	++	3	+		2	Мр.
Tympanosporium								
parasiticum 560 (CBS)	III	B.		1	+			
Verticillium								
agaricinum 130	IV	B.V.F.	+	3	–		1	Мн.Мр. Ц.
. agaricinum	IV	F.	+	3	–		0	Мн.Мр. Ц.
. berkeleyanum 129	IV	B.H.V.Ph.	++	1	–		1	–
. capitatum 53	IV	B.H.V.	++	1	+	А Ф	3	Мн.Мр. Ц.
. capitatum 241	IV	B.H.V.Ph.	++	1	+		3	–
. cercosporae 255	III	B.V.	+	1	+	А Б	1	Мн.Мр. Ц.
. cercosporae 481	III	B.V.	+	1	+		1	Мн.Ц.
. compactiusculum 199	IV	H.E.V.St.	++	3	+	–	1	Мн.Мр. Ц.
. discisedum	III	B.	++	1	–		0	Ц.
. fungicola 250	III	H.	++	1	–	А Ф	7	Мн.Ц.
. fungicola 548(CBS)	III	B.		1				
. fungicola 549(CBS)	III	B.		1				
. fusisporum 550(CBS)	III	B.		1				
. lamellicola 419	IV	B.	+	3	–		3	Ц.
. lamellicola 551(CBS)	III	B.H.		1				
. lamellicola 552(CBS)	III	B.		1				
. lecanii 553(CBS)	III	B.H.		1				
. lecanii 554(CBS)	III	B.H.		1				

Приложение (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
. leptobactrum 555 (CBS)	III	B.		1				
. leptobactrum 556 (CBS)	III	B		1				
. marquandi 462	III	B.H.	–	1	+		3	–
. marquandi 467	III	B.H.	–	1	+		2	–
. microspermum 454	III	B.	–	1	+		3	Мн.Мр. Ц.
. niveum 156	III	B.P.St.	++	1	–		0	Мр.Ц.
. niveum	III	B.H.	++	1	+		1	–
. olivaceum 545(CBS)	III	B.H.S.	+	1				
. olivaceum 546(CBS)	III	B.S.	+	1				
. psalliotae 253	IV	B.H.P.	+	1	++	–	3	Мн.Мр. Ц.Х.
. psalliotae 511	III	B.	+	1	–		1	Мн.Мр. Ц.Х.
. psalliotae 557(CBS)	III	B.	+	1				
. psalliotae 558(CBS)	III	B.St.	+	1				
. psalliotae 594(ATCC)	III	BB.	+	1				
. vile 55	IV	V.S.Ph.	++	2	+	А Ф Б	3	–
. vile 31	IV	V.S.Ph.	++	2	+		3	–
. villosus 66	II	V.	+	1	+		0	Мн.Мр. Ц.Х.
. villosus 304	II	V.St.	+	1	+		0	Мн.Мр. Ц.Х.
Zythia								
boleticola 310	VI	B.V.P.	+	3	++		2	Ц.
. stromaticola	VI	–	+	3	+		1	–

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микопаразитизм широко представлен среди грибов, относящихся к семействам, расположенным на низших ступенях филогении, а также на высших ее этапах, но только в тех участках, где наблюдается массовая апогамия.

Известно около 2 тыс. микофильных грибов. Значительная их часть относится к гифомицетам и отдельным семействам аскомицетов. Мало микофильных видов имеют базидиомицеты.

В тропиках преобладают аскомицеты, а в средних широтах–деутеромицеты.

По физиологическим свойствам все виды разделены на подгруппы: биотрофы, факультативные некротрофы, факультативные биотрофы, некротрофы, полусапротрофные микофилы, сапрофитные ассоцианты. Среди первых подгрупп много эндогенных видов, а также паразитов, образующих аппрессории и гаустории. Среди вторых преобладают виды, способные разрушать клетки хозяина ферментами и токсинами. Синтез специфических веществ (противогрибковые антибиотики, дрожжелитические ферменты, ацилазы) наиболее активно осуществляют факультативные биотрофы и некротрофы.

Микофильные виды неравномерно распределены по территории СССР. Много этих организмов обнаружено в Молдавии, в Центральной полосе России, в районе Батумского ботанического сада и на острове Сахалин. Мало микропаразитов в Сибири. Часть видов встречается во всех районах, а другая часть – только в некоторых районах или даже на отдельных их участках. Выявлены морфологические и физиологические различия изолятов, выделенных из отдельных географических районов, что положено в основу рекомендаций при интродукции активных форм. Дифференциация популяций более выражена у биотрофов.

Наблюдается тенденция к сокращению численности микопаразитов на возделываемых угодиях, по сравнению с естественными ботаническими формациями.

Микофильные грибы являются естественными врагами фитопатогенных организмов. Использование химических средств защиты растений нарушает биологические связи в природе. Результаты исследований показали, что микофильные грибы можно делить на три группы: имеющие такую же чувствительность как фитопатогенные виды; более чувствительные и сравнительно устойчивые. Коллекцию микофильных грибов можно использовать для целенаправленного отбора форм и доз фунгицидов.

Видовой состав микофильных грибов на макромицетах значительно отличается от их состава на микромицетах. Но имеются и общие виды, в основном, гифомицеты из родов Acremonium, Aureobasidium, Botrytis, Calcarosporium, Cladosporium, Fusarium, Gliocladium, Monosporium, Mortierella, Mucor, Oospora, Penicillium, Rhinotrichum, Sepedonium, Sporotrichum, Trichoderma, Trichothecium, Verticillium.

При этом некоторые виды, как, например, Sepedonium chysospermum, сумчатую стадию развивают только на макромицетах, а несовершенную также и на микромицетах.

Микофильные грибы поселяются на хозяине одиночно или образуют комплексы, состоящие из определенного видового состава, в который периодически включаются случайные организмы. В таких комплексах одни виды микофилов часто служат хозяевами другим видам. Фунгициды по-разному влияют на их взаимодействие. Показано, что можно выбрать фунгицид, который в определенных комплексах благоприятно влияет на развитие естественных врагов фитопатогена.

Обнаружена сезонность в развитии видов. Весенние эфемеры по биологической активности значительно уступают видам летней популяции. Развитие микопаразитов нарастает в период до конца мая—начала июня, затем наступает депрессия и только с середины июня наблюдается быстрое увеличение плотности популяций и появляются новые виды. Осенью виды летней популяции подавляются полусапротрофными микофилами. Они уходят в зиму на остатках разрушенных хозяев, а некоторые виды проникают внутрь гиф сопутствующих сапрофитов и сохраняются здесь до весны. В первые теплые недели весны колонии микопаразитов, зимующих открыто, интенсивно разрушаются бактериями и сапрофитными грибами.

Степень распространения микофильного гриба в природе и его биологическая активность против фитопатогенных видов не всегда коррелирует. Значительная часть микофильных видов способна развиваться на многих грибах-хозяевах, относящихся к разным систематическим группам, но имеются и узко специализированные формы, поражающие отдельные виды или роды хозяев.

Значительная часть видов микофильных грибов удовлетворительно растет на обычных агаризированных и жидких средах. Коллекционные культуры меньше изменяются при поддержании в жидком азоте и в лиофилизированном состоянии, чем на косяках и под слоем минерального масла. Коррелятивной зависимости между биологической активностью гриба и его ростом или спорулящией на искусственных средах для большинства видов не обнаружено. Например, биотрофные узко специализированные виды рода Ampelomyces хорошо растут и спорулируют на обычных питательных средах. Биологическая активность грибов после их длительного хранения изменяется по-разному. Виды биотрофов и бионекротрофов устойчиво сохраняют эти свойства, а некротрофы и полусапротрофные микофилы подвержены изменчивости и не всегда восстанавливают первоначальные признаки.

Активные виды микофильных грибов обнаруживаются в различных систематических группах. Однако в отдельных родах их много, а в дру-

гих — единицы. Характерно, что в первых из них микопаразитизм сохраняется при длительном поддержании в коллекции, а во вторых утрачивается в результате нескольких пересевов. По-видимому, в отдельных систематических группах микофильность закреплена генотипом.

Практическое использование микофильных грибов начато сравнительно недавно. Они служат источниками противогрибковых антибиотиков и биологическим средством защиты растений. Результаты исследований позволяют рекомендовать новые источники биологически активных веществ, следующие виды: Acremonium alternatum, A. curteps, A. roseogriseum, Aspergillus fumigatus, Aureobasidium pullulans, Botryoxylon geniculatum, Calcarisporium arbuscula, Cladobotryum binatum, C. varium, C. verticillatum, Cylindrocarpon rhodospermum, Cylindrophora alba, Dactylium boletorum, D. dendroides, Darluca filum, Diplocladium penicilloides, Fusarium pucciniophilum, Gliocladium album, G. penicilloides, G. virens, G. viride, Hansfordia triumfettae, Monosporium agaricinum, Mortierella bisporale, Mycogone rosea, Myrothecium verrucaria, Oospora ferruginea, O. hyalinula, O. hypoxylicola, O. meliolae, Penicillium tardum, Scopulariopsis fimicola, Sepedonium chrysospermum, S. macrosporum, S. mucorinum, Spicaria mucoricola, Sporotrichum aeruginosum, S. mycophilum, Syncephalastrum racemosum, Thamnidium fulvum, Trichoderma hamatum, T. harzianum, T. lignorum, T. piluliferum, T. polysporum, T. viride, Verticillium berkeleyanum, V. capitatum, V. compactiusculum, V. discisedum, V. fungicola, V. niveum, V. vile.

Наиболее активные дрожжелитические ферменты обнаружены у следующих видов: Acremonium alternatum, A. butyri, A. domschii, A. incrustatum, Ampelomyces ulicis, Aureobasidium pullulans, Calcarisporium arbuscula, Cladobotrium varium, Cladosporium elegantulum, C. herbarum, Cryptoleptosphaeria moravica, Cylindrocarpon stylbophilum, Cylindrophora alba, Dactilium dendroides, Didymopsis helvellae, Diplocladium penicilloides, Glioladium penicilloides, G. viride, Monilia megalospora, Monosporium agaricinum, Mycogone rosea, Myrothecium verrucaria, Penicillium lanosum, P. lilacinum, P. luteum, Sporotrichum chrysospermum, S. mycophilum, Stachilidium variabile, Trichoderma aureoviride, T. hamatum, T. harzianum, T. lignorum, T. piluliferum, T. polysporum, Trichosporium herbarum, Trichothecium roseum, Verticillium capitatum, V. lamellicola, V. marquandi, V. psalliotae, V. vile.

В качестве источников ацилаз можно рекомендовать следующие виды: Acremonium alternatum, A. butyri, A. crotocinigenum, A. cymosum, A. zonatum, Ampelomyces quercinus, A. ulicis, Aspergillus virens, Aureobasidium pullulans, Bortyoxylon geniculatum, Botrytis cinerea, Calcarisporium arbuscula, Cladobotryum binatum, C. varium, Cladosporium aecidiicola, C. herbarum, C. tuberculatum, Dactylium dendroiudes, Fusarium aquaeductuum, F. avenaceum, F. nivale, F. pucciniophilum, Jacobia conspicua, Sepedonium chrysospermum, Sirosperma floridana, Sporotrichum croceum, Trichoderma album, Trichosporium herbarum, Verticillium berkeleyanum, V. cercosporae, V. fungicola, V. vile.

Широкое распространение в практике биологической защиты растений получили виды рода Trichoderma. В последние годы подтверждена

эффективность ряда других микофилов, названия которых приведены в табл. 2. Материалы исследований дают отнование дополнительно к ним рекомендовать для практического освоения следующие микофильные грибы (в порядке практической значимости): Ampelomyces (виды), Sepedonium (виды), Cladobotrium varium, Fusarium pucciniophilum, Verticillium agaricinum, V. berkeleyanum, V. capitatum, V. compactiusculum, V. vile, Mortierella bisporale, Myrothecium verrucaria, Penicillium tardum, Hansfordia triumfettae, Sporotrithum mycophilum, Rhinotrichum aureum.

Микофилия не ограничена свойствами паразитизма. Ассоцианты (особенно из пятой физиологической группы) часто входят в стойкие связи с фитопатогеном, развиваясь с ним в единообразной (нерасщепляющейся) колонии. При этом оказываются частично или полностью подавлены отдельные морфологические структуры партнеров.

В сложных колониях часто присутствуют и бактерии. Элиминация одного из партнеров разрушает весь комплекс. Например, в трехчленной колонии с участием Septoria nodorum наблюдается депрессия спорообразования грибов партнеров. Элиминация третьего члена – Bacillus sp., индуцированная антибиотиком, разрушает комплекс, и каждый из грибов образует собственную колонию и восстанавливается спорообразование. В другой – двухчленной колонии S. tritici и Bacillus sp., наоборот, стойко поддерживается дрожжеподобная споруляция гриба.

Изучение роли микофилов как модификаторов генетических свойств хозяев, особенно фитопатогенов, представляется новым многообещающим направлением.

ЛИТЕРАТУРА

Аблакатова А.А. Микрофлора и основные болезни плодово-ягодных растений юга Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1965.

Альховская Т.Ф. – В кн.: Грибные болезни с.-х. культур Киргизии. Фрунзе, изд. АН КиргССР, 1966.

Аркадьева Н.А. – Микробиология, 1974, 43, № 3.

Арнольд Г.Р. Грибы семейства Hypomycetaceae: Автореф. дис. . . .д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1971а.

Арнольд Г.Р. – Ботан. материалы герб. Ин-та ботаники АН КазССР, 1971б, 7, 66.

Баймакова Б.К. – Тез. докл. 5-й конф. споровых растений Средней Азии и Казахстана, 1974, часть 1, с. 26, Ашхабад.

Басараб Б.Н., Билай Т.И. – Микробиол. журн. (Киев), 1974, 36, № 2, с. 242.

Баталова Т.С. 1965. – Сб. научн. работ Чуваш. отд-ния ВБО, 1, с. 64.

Баталова Т.С. Роль Cicinnobolus cesatii в подавлении американской мучнистой росы крыжовника: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: ВИЗР, 1967.

Белякова В.Б. Докл. XVII Междунар. конгресса по садоводству. М., 1966.

Белякова Л.А., Лаврова Л.Н., Кудрявцев В.И. – В кн.: Методы хранения коллекционных культур микроорганизмов. М.: Наука, 1967.

Беккер З.Э. Физиология грибов. М.: Сельхозгиз, 1963.

Билай В.И. Микроскопические грибы – продуценты антибиотиков. Киев: Наукова думка, 1961.

Билай В.И. Фузарии. Киев: Наукова думка, 1977.

Бондаренко А.И. – В кн.: Энтомофаги, фитофаги и микроорганизмы в защите растений. Кишинев, 1974.

Боровская М.Ф. – Микол. и фитопатол., 1971, 5, 179.

Буймистру Л.Д. Биологический метод борьбы с вертициллезом и увяданием баклажанов в Молдавии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М.: ТСХА, 1980.

Бухгольц Ф.В. – В кн.: Естественно-историческая коллекция грибов Шереметьевой в с. Михайловском Моск. губернии. Ч. 2. Грибы. М., 1897.

Васильков Б.П. –Ботан. журн., 1951, 41, с. 1519.

Владимирская М.Е. – Вестник защиты растений, 1939, 1 (20), с. 103.

Гасымова К.С. – Учен. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол., 1960, 1, с. 3.

Гашкова М., Матер Н. – Материалы техн. конф. Ленингр. лесотехн. акад., 1966, 6, с. 141.

Горленко М.В. – Микол. и фитопатол., 1969, 3, № 3, с. 203.

Горленко М.В. – Вестник МГУ. Биол. почвовед., 1972, 6, с. 52.

Горленко М.В. – Журн. общ. биол., 1979, 40, № 3, с. 325.

Гутнер Л.С., Хохряков М.К. – Вестник защиты растений, 1940. (1/2), с. 245.

Деева Г. – В кн.: Флора споровых растений Казахстана, 1967, 5.

Доровская Л.М. – Микол. и фитопатол., 1969, 3, № 5, с. 432.

Дудка И.А. Водні, гіфоміцети України. Київ: Наукова думка, 1974.

Дунин М.С. – В кн.: Проблемы защиты растений от вредителей болезней и сорняков. М : Колос, 1979.

Егоров Н.С. Выделение микробов-антагонистов и биологические методы учета их антибиотической активности. М., 1957.

Жлоба Н.М., Сидорова И.И., Шумская Г.Г. – Вестник МГУ. Сер. 16, Биология, 1980, 1, с. 64.

Закордонец Л.А., Билай В.И., Закордо-

нсц О.А. Современные успехи микологии и лихенологии в Советской Прибалтике. Тарту, 1974.

Камышко О.П. – Ботан. журн., 1961, 46, № 5, с. 646.

Кириленко Т.С. Атлас родов почвенных грибов. Киев: Наукова думка, 1977.

Кобахидзе Д.М. – Ботан. журн., 1965, 50, № 9, с. 1307.

Коваль Э.З. – Укр. ботан. журн., 1964, 21, № 5, с. 58.

Коваль Э.З. – Новости систематики низких растений. Л., 1968, 1, с. 36.

Коваль Э.З. – Укр. ботан. журн., 1978, 35, № 1. с. 17.

Купревич В.Ф. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Л.: Наука, 1949.

Курсанов Л.И. Микология. М.: Советская наука, 1940.

Кустова А.И. Биологический метод защиты овощных культур от болезней. Минск, 1972.

Кустова А.И., Владимирова М.И. – Вестник АН БССР, 1967, 1.

Лабуха Л.В. – В кн.: Применение антибиотиков в растениеводстве, Ереван, 1961, с. 162.

Левитин М.М., Федорова И.В. Генетика фитопатогенных грибов. Л., 1972.

Лернер Л.Е., Сидорова И.И. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, № 5, с. 140.

Лихачев А.Н., Васин В.Б. – Микол. и фитопатол., 1975, 9, № 3, с. 248.

Максимова Р.А., Раидахассан А. – Микробиология, 1975, 44, 4, с. 666.

Мазейлатис И. – Сб. научн. статей Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1961, 1; с. 32.

Мещерякова Р.И. – Бюл. Укр. НИИ растениев., селекц. и генет., 1958, 3, с. 95.

Миркова Е. – В кн.: Проблемы практ. прил. биол. и интегр. раст. защита в сельск. стоп. "София"; 1978.

Митов Н., Ибрахим И. – Градин. а лозарска наука, 1977, 14, № 4, 93.

Митрофанова О.В. Ржавчина груши в Крыму: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: С.-х. ин-т, 1968.

Мосолов Н.А. – В кн.: Естественно-историческая коллекция грибов Шереметьевой в с. Михайловском Моск. губернии, ч. 2. Грибы. М., 1906.

Мочалкин А.И., Рудаков О.Л. – В кн.: Тез. VII симпоз. по микологии и лихен. Прибалтийских республик, 1971.

Мурашкинский К.Е., Зилинг М.К. – Тр. Сиб. ин-та с.-х. и лесоводства, 1929, 10, № 4.

Муромцев Г.С., Держинский А.Р., Дроздова Н.С., Курахтанова Т.И., Рудаков О.Л. – Журн. с.-х. биол., 1969, 4, № 3, с. 403.

Муромцев Г.С., Держинский А.Р., Дроздова Н.С., Курахтанова Т.И., Рудаков О.Л. – Микол. и фитопатол., 1971, 5, № 2.

Надводник Ю.М. – Микробиол. журн., 1962 (Киев), 24, с. 4.

Натальина О.Б., Харитонова Л.А. – Тр. Кубан. с.-х. ин-та, 1974, № 79 (107), с. 3.

Негруцкий С.Ф. – Микол. и фитопатол. 1975, 9, № 6, с. 231.

Негруцкий С.Ф., Сычев П.А., Синельщикова З.И., Бойко М.И. – Микол. и фитопатол., 1978, 12, №4, с. 362.

Ныс П.С., Савицкая Е.М., Колыгина Т.С. – Антибиотики, 1973, № 3, с. 270.

Одинцова О.В. Мучнистая роса яблони и меры борьбы с ней в условиях Черноморского побережья Краснодарского края: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. СХИ им. Докучаева, 1968.

Однинцова О.В. – Микол. и фитопатол., 1975, 9, № 4, с. 337.

Пидопличко Н.М. Грибная флора грубых кормов. Киев: Наукова думка, 1953.

Поляков И.М., Владимирская М.Е., Уткина Н.М., Неханович Р.А. – Докл. ВАСХНИЛ, 1976, № 9, с. 7.

Пономарева Г.Я. В кн.: Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Новосибирск: Наука, 1964.

Пузанова Л.А. Изучение грибов рода Ampelomyces для биологической борьбы с возбудителями мучнистой росы растений в условиях Краснодарского края: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Краснодар: Кубан. с.-х. ин-т, 1981.

Пылдмаа П. – Изв. АН ЭстССР. Сер. биол., 1966, 3.

Райлло А.И. Грибы рода Fusarium. М.: Сельхозгиз. 1950.

Рудаков О.Л. Биология и условия паразитизма грибов рода Ботритис. Фрунзе, 1959а.

Рудаков О.Л. – Изв. АН КиргССР, . 1959б. 2, № 7.
Рудаков О.Л. – Труды ВИЗР, 1964, 23.
Рудаков О.Л. – Микол. и фитопатол., 1968, 2, № 4.
Рудаков О.Л. – Микол. и фитопатол., 1970, 4, № 4.
Рудаков О.Л. – В кн.: Инфекц. забол. культурн. раст. Молдавии, 1971, 8, с. 26.
Рудаков О.Л. – Тез. докл. I конф. о задачах и методах работы микробных коллекций СССР. М., 1972.
Рудаков О.Л. – Материалы VI конф. споровых растений Средней Азии и Казахстана, 1978, с. 236.
Рудаков О.Л. – Микол. и фитопатол., 1979, 13, № 2.
Рудаков О.Л., Зуев П.И. – Виноделие и виноградорство, 1962, № 2.
Рудаков О.Л., Карасевич Ж.Г., Пензикова Г.А. – Микробиология, 1978, 47, № 3.
Рудаков О.Л., Лепихова Р.М. – Микол. и фитопатол., 1974, 8, № 5.
Рудаков О.Л., Рудакова Н.М. – Картофель и овощи, 1970, № 11.
Рудаков О.Л., Сердюк А.И., Жильцова Г.В. – Защита растений, 1969, № 7.
Рудаков О.Л., Титова К.Д. – Микол. и фитопатол., 1977, 11, № 4.
Сергеев Л.А. 1958. Грибы-антагонисты Verticillium dahliae Kleb. и их использование в борьбе с увяданием хлопчатника на Украине: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев: С.-х. ин-т, 1958.
Сейкетов Г.Ш. Тр. ИМИВ АН КазССР, 1956, № 1.
Сидорова И.И. – Вестник МГУ, биол., почвовед., 1964, № 4, с. 4856.
Сидорова И.И. – Микол. и фитопатол., 1967, 1, № 6.
Сидорова И.И. – Труды ВИЗР, 1971, 29, с. 58.
Сидорова И.И. Защита растений. ВИНИТИ, 1980, вып. 2, с. 116.
Сидорова И.И., Горленко М.В. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969, № 4, с. 141.
Сидорова И.И., Лернер Л.Е., Макарова М.О. – Микол. и фитопатол., 1977, 11, № 4, с. 315.
Сидорова И.И., Тарасов К.А. – Микол. и фитопатол., 1977, 11, № 2, с. 169.
Скрябин Г.К., Головлева Л.А. Использование микроорганизмов в органическом синтезе. М.: Наука, 1976.
Смирнова И.П. Микробиология, 1977, 46, № 1, с. 109.
Татаренко Е.С., Высоцкая М.А. – Микробиология, 1960, 29, с. 606.
Тиллаев Х. – Хлопководство, 1964, 2, с. 48.
Турунова Т.А., Маслова Т.Ю. – Микол. и фитопатол., 1979, 13, № 6, с. 511.
Федоринчик Н.С. – Защита растений, 1939, № 18, с. 61.
Федоринчик Н.С. – Микробиология, 1952, 21, № 6, с. 711.
Федоринчик Н.С. – Труды АИЗР, 1964, 23.
Харченко С.Н., Надводник Ю.Н., Кучма М.Ф. – Науч. зап. Белорус. с.-х. ин-та, 1967, 13, с. 51.
Хасанов Б.А. Гиперпаразиты ржавчинных грибов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М.: МГУ, 1979.
Хасанов Б.А., Сидорова И.И. – Микол. и фитопатол., 1974, 8, № 6, с. 490.
Чайка М.Н. – Вестник МГУ. Сер. Биол., 1978, 1, с. 79.
Чайка М.Н., Сидорова И.И. – Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1977, 7, с. 86.
Шкляр Б.Х. Ферментативный лизис дрожжей. Минск: Изд-во АН БССР, 1977.
Шкляр Б.Х., Шукан Л.А. – Микробиол. пром-сть, 1976, 1 (132), с. 15.
Юдина О.Д., Левитов М.М., Крейнер Г.И. – Антибиотики, 1967, № 4, с. 287.
Яковлева Н.П. – Труды Всесоюз. с.-х. ин-та заочного образования, 1968, 28, с. 27.
Ячевский А.А. 1917. Определитель грибов. ч. 2. Несовершенные грибы. СПб.
Acha I.G., Leal J., Villanueva J.R. – Phytopathology, 1955, 55, p. 40.
Ahmed A.H.M., Tribe H.T. – Plant. Pathol., 1977, 26, N 2, p. 75.
Albertini A.A., Sy L., Hamant C. – Rev. gen. bot., 1978, 85, 1007. p. 83.
Allison C.C. – Abstr. intern. symp. Plant. pathol. Ind. Agr. Roy. Inst. New Delhi, 1967.
Arpai J. – Prispevik biol. boju proti Peronospora vinica, 1966, 12, 5, p. 77.
Artman J.D., Stambauch W. – Plant

Diseasses Reporter, 1970, 54, 9, p. 799.
Arx J.A., Muller E. – Krypt-Fl. Schweiz. Beitr., 1954, 11, 1, S. 1.
Ayers T.T. – Mycologia, 1933, 25, p. 333.
Ayers T.T. – Mycologia, 1941, 33, p. 178.
Ayers W.A., Adams P.B. – Canad. J. Microbiol., 1979, 25, 4, p. 17.
Ayers W.A., Lumsden R.D. – Canad. J. Microbiol., 1977, 23, 1, p. 38.
Aytoun R.S. – Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 1953, 36, p. 99.
Bahadur P., Sinha V.C. – Indian Phytopathol., 1974, 27, 1, p. 120.
Baker K.F., Cook R.J. – Biological control of plant pathogens. San Francisco: Freeman and Co, 1974.
Barkai-Golan R. – Bull. Res. Council Isr., 1959, 8, p. 41.
Barnett H.L. – Mycylogia, 1958, 50, p. 497.
Barnett H.L. – Annu. Rev. Microbiol., 1963, 17, p. 1.
Barnett H.L., Binder F.L. – Annu. Rev. Phytopathol., 1973, 11, p. 273.
Barnett H.L., Lilly V.G. – West Univ. Agr. Exp. Sta. Bull., 1958, 420, p. 36.
Barrett J.T. – Ann. Bot. London, 1912, 26, p. 209.
Berg B., Hofsten A. – J. Appl. Bacteriol., Swedish, 1976, 41, 3, p. 395.
Bergdahl D.R., French D.W. – Plant Disease reporter, 1978, 62, 9, p. 811.
Berry C.R. – Mycologia, 1959, 51, p. 824.
Berry C.R., Barnett H.L. – Mycologia, 1957, 49, p. 374.
Bhatt D.D., Vaughan E.K. – Plant Diseases Reporter, 1964, 46, p. 342.
Biali M., Dinoor A., Eshed N., Kenneth R. – Ann. Appl. Biol., 1972, 72, 1, p. 37.
Binder F.L., Barnett H.L. – Mycologia, 1973, 65, 5, p. 999.
Blechschmidt D., Tröger R. – Ztschr. allg. Mikrobiol. Berl., 1974, 14, p. 245.
Blumer S. – Krypt.-Fl. Schweiz. Beitr., 1933, 7, 1.
Bonifacio A. – Argic. ital., 1957, 57, 8, p. 338.
Boosalis M.G. – Phytopathology, 1956, 46, p. 473.
Booth C. The genus Fusarium. Kew (England), 1971.
Borre E., Morgantini L.E., Ortali V., Tonolo A. – Nature, 1971, 229, p. 568.
Bosmans P. – Meded. Landouwhogeschool en opzoekingsstat Gent., 1960, 25, N 3/4, p. 1164.
Brefeld O. – Bot. Untersuch., Schimmel-Pilze, 1872, 6, S. 41.
Brian P. – Nature, 1944, 164, p. 4169.
Butler E.E. – Mycologia, 1957, 49, p. 354.
Calderone R.A., Barnett H.L. – Mycologia, 1972, 64, p. 153.
Calpouzos L., Theis T.A., Batle C.M. – Phytopathology, 1957, 47, p. 108.
Carling D.E., Brown M.F., Millikan D.F. – Phytopathology, 1976, 66, 4, p. 419.
Carmichael J.W. – Mycologia, 1957, 49, p. 820.
Chaves B., Silva M. – An. Soc. Biol. Peruan., 1957, 15, p. 1.
Clare B.G. – Univ. Queensl. Papers Dept Bot., 1964, 4, N 10/11, p. 145.
Crang R., Pechak D. – J. Coat Technol., 1978, 50, 639, p. 36.
Cunningham G.H. – Dunedin (N.Z.): John. Mcldoe. Printer, 1931.
Curtis F.C., Evans G.H., Lillis V., Lewis D., Cooke R.C. – New Phytol., 1978, 80, 1, p. 157.
Dade H.A. – Methods in use the Commonwealth Mycol. Inst. CMI, 1960, p. 40.
Darley E.F., Wilbur W.D. – Phytopathology, 1954, 44, p. 485.
Darpoux H. – Plant Pathol., 1960, 3, p. 521.
Day L.E., Ellis L.F. – Appl. Microbiol., 1971, 22, p. 919.
Deacon J.W. – Bull. OEPP, 1976a, 6, 4, p. 297.
Deacon J.W. – Soil Biol. and Biochem., 1976b, 8, p. 275.
Dennis C., Webster J. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1971, 51, 1, p. 25.
Deighton F.C., Pirozynski K.A. – Mycol. Pap., 1972, p. 128.
Dickinson C.H., Skidmore A.M. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976, 66, 1, p. 45.
Dingle J., Reid W., Solomons G. – J. Sci. Food Agr., 1953, 3, p. 149.
Dobzhansky T., Pavlovsky O. – Evolution, 1957, 11, p. 311.
Docea E., Capetti E., Curticapeanu G. – Gradina, via si livada, R.P.R., 1961, 10, 2, p. 51.

Dognet G. – Bull. Soc. bot. France, 1955, 109, N 7/8, p. 301.
Drechsler C. – Phytopathology, 1938, 28, p. 81.
Drechsler C. – Phytopathology, 1963, 53, p. 1050.
Durrell L.W., Shields L.M. – Mycologia, 1960, 52, p. 4.
Ellis L.F., Kleinschidt W.J. – Nature, 1967, 215, p. 659.
Ellis M.B. – Dematiaceous Hyphomycetes. L., 1971.
Ellis M.B. – Mycol. Pap., 1972, p. 131.
Emmons C.W. – Bull. Torrey Bot. Club, 1930, 57, p. 421.
England W.H., Wayne H. – Mycologia, 1969, 61, p. 586.
Erb K. – Mycologia, 1977, 69, 3, p. 622.
Ervio L.R. – J. sci. agr. Soc. Finl. Maatolous Aikan., 1965, 37, 1, p. 6.
Ervio L.R., Halkilanti A.M., Pohjakallio O. – Rept Adv. Frontiers Plant Sci., 1964, 8, p. 121.
Evans G.H., Lewis D.H., Cooke R.C. – New Phytol., 1978, 81, 3, p. 639.
Ferrera-Carrato R. – Rev. latinoamer. microbiol., 1976, 18, 2, p. 77.
Fiddy C., Trinci A.P.J. – J. Gen. Microbiol., 1976, 97, 2, p. 185.
Fiechter A. – Schweiz. Ztschr. allg. Pathol. Bakteriol., 1959, 22, 2, p. 547.
Fischer A., Rabinhorst. – Kryp.-Fl., 1892, 1, p. 4.
Forrer H.R. – Interlaken. Proc. Zürich, s.a., 1976, p. 98.
Forrer H.R. – Phytopathol. Ztschr., 1977, 88, 4, p. 306.
Furuya A., Ikeda V. – J. gen. and appl. Microbiol., 1960, 6, p. 40.
Gams W. Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomyc.). Stuttgart, 1971.
Gams W. – Rev. mycol., 1975, 39, 4, p. 273.
Gaumann E.A., Dodge C.W. – Experientia, 1947, 3, p. 202.
Geypens M. – Meded Fac. landbouwgesch. Rijksuniv. Gent., 1977, 42, N 2, 1, p. 997.
Gindrat D., Hoeven E., Moody A.R. – Neth. J. Plant. Pathol., 1977, 83, 1, p. 429.
Gnerillot W., Gnyot Z., Montegut S., Koux L. – Compt. rend. Acad. sci., 1950. 230, p. 15.
Gonzales A.M., Castellanos J.J. – Cienc. agr. Cuba, 1978, 3, p. 119.
Goos R.D. – Proc. Iowa Acad. Sci., 1956, 63, p. 311.
Gremmen J. – Ned. bosbouw-tijdschr., 1963, 35, 9, p. 356.
Gremmen J. – Inform. fitopatol. ital., 1964, 14, N 17, p. 399.
Griffith P.T., Burnett H.L. – Mycologia, 1967, 59, 1, p. 148.
Grove W.B. – Brit. Stem. and Leaf Fungi, Cambrige, 1935, 1, p. 150.
Gaeho E., Buissiere J. – Ann. microbiol., 1975, A126, 4, p. 483.
Gutter V. – Bull. Res. Council. Isr., 1961, D10, N 1/4, p. 157.
Hansford C.G. – Mycol. Pap., 1946, 16, p. 58.
Hassebrauk K. – Phytopathology, 1936, 9, 513.
Hau B., Kranz I. – Ztschr. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz, 1978, 85, p. 3.
Heldmaies A. – Ztschr. Bot., 1929, Bd. 22, 4, S. 161.
Hermanides-Nijhof E. – Stud. Mycol., GBS, Baarn., 1977, 15.
Hervert V. – Sb. Ceskol. akad. Zemed. veid. a., 1954, 4, p. 27.
Hesseltine C.W. – Mycologia, 1947, 39, p. 126.
Hoch H.C. – Phytopathology, 1977a, 67, p. 309.
Hoch H.C. – Canad. J. Bot., 1977b, 53, p. 198.
Hoch H.C. – Mycologia, 1978, 70, p. 370.
Hoch H.C., Fuller M.S. – Arch. Microbiol., 1977, 111, 3, p. 207.
Hulea A. – Bull. Sect. Sci. Acad. Roum., 1939, 22, p. 4.
Hulea A., Mateescu N. – Lucrari stiint. Centr. exp. ingrasam. bacteriol., 1959, p. 2.
Hunter W.E., Duniway J.M., Butler E.E. – Phytopathology, 1977, 67, 5, p. 664.
Huang H.C. – Canad. J. Bot., 1977, 55, 3, p. 289.
Huang H.C., Hoes J.A. – Canad. J. Bot., 1976, 54, 5, p. 406.
Hwang S.W. – Mycologia, 1960, 52, p. 527.
Hwang S.W. – Mycologia 1968, 60, p. 613.
Hwang S.W. – Mycologia, 1976, 68, p. 377.
Ikdediugwu W. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976a, 66, 2, p. 281.
Ikediugwu W. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976b, 66, 2, p. 291.
Jarwood C.E. – Mycologia, 1939, 31.

Jeffries P., Kirk P.M. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976, **66**, 3, p. 541.
Johonson T. – Canad. J. Bot., 1952, **30**, p. 318.
Jones D., Webley D.M. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1967, **50**, p. 149.
Jordan E., Barnett H. – Mycologia, 1978, **10 70**, p. 300.
Jordan E., Erb K. – Mycologia, 1976, **68**, 4, p. 920.
Jorstad I. – Skr. Norske Vidensk Acad. Oslo. Nat. naturv. Kl., 1962, p. 7.
Josifovic M. – Stud. Cero. biol.. si bot., 1967, **19**, 2, p. 173.
Kallio T. – Acta forest. fenn., 1971, **117**, p. 1.
Karling J.S. – Amer. J. Bot., 1942, **29**, p. 24.
Karling J.S. – Terrey, Bot. Club., 1960, **87**, p. 326.
Katumoto K. – Trans. Mycol. Soc. Jap., 1976, **17**, p. 280.
Klopotek A. – Arch. Mikrobiol., 1974, **98**, 4, p. 365.
Kochman J. – Post. nauk roln., 1966, 3(99).
Kozar F., Netolitzky H.J. – Canad. J. Bot., 1979, **56**, 18, p. 2234.
Kuhlman E.G., Matthews F.R., Lillerson H.P. – Phytopathology, 1978, **68**, 3, p. 507.
Lapierre H., Faivre-Amiot A., Kusiak C., Molin G. – Compt. rend. Acad. sci. (Paris). Ser. D., 1972, 274, p. 1867.
Lindau G. – Rebanhorst's Kryptogr.-Fl. Dtsch., Oest., Schw. 1(8), 1907.
Lindau G. – Rabenhorst's Kryptogr.-Fl. Dtsch., Oest., 1908, Schw. 1(9).
Loo I., Skell P.S., Thornberry H. – J. Bacteriol., 1945, **50**.
Lucretia D., Tatiana S. – Stud. si cerc. biol. veg. Rum., 1980, **32**, 1, p. 87.
Lutey R.W. – Mycopathol. Mycol. Appl., 1962, **18**, 1, p. 117.
Mann T. – Biochem. J., 1944, **38**, p. 339.
Manocha M.S., Deven J.M. – Mycologia, 1975, **67**, 6, p. 1148.
Marchaut R. – Canad. J. Bot., 1975, **53**, 18, p. 1978.
Martin S.M. – Annu. Rev. Microbiol., 1964, **18**, p. 1.
Marvanova L. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1977, **68**, 3, p. 485.
Mazur P. – J. Bacteriol., 1961, **82**, 5, p. 662.
Mhaskar D.N., Rao V.G. – Phytopathol. mediter., 1974, **13**, 3, p. 147.
Mielke J.L. – Phytopathology, 1933, **23**.
Minor L., Piechand M. – Ann. Inst. Pasteur, 1963, 105, p. 792.
Mollison J.E. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1953, **36**, 3, p. 215.
Montemartini L. – Riv. patol. veg., 1928, **18**, p. 1.
Moody A., Gindrat D. – Phytopathology, 1977, **67**, 9, p. 1159.
Moraves Z. – Ceska mykol., 1960, **14**, 1, p. 24.
Mower R.L., Snyder W.C., Hancock J.G. – Phytopathology, 1975, **65**, 1, p. 5.
Nagasaki S., Fukugama J., Gamamoto S., Kobayashi R. – Agr. Biol. Chem. Jap., 1973, **38**, p. 349.
Negrusky S.F. – Microbiol., 1964, **32**, p. 539.
Nicot J. – Bull trimest. Soc. mycol. France, 1962, **78**, 3, p. 221.
Nicot J. – Rev. mycol., 1967, **31**, 5, p. 393.
Nolan R.A. – Canad. J. Bot., 1975, **53**, 19, p. 2110.
Oorschot C.A. van. – A revision of Chrysosporium and allied genera. CBS, Stud. Mycol., 1980, 20.
Oudemans C.A. – Enumeratio systemat. Fung. I. Hague, 1919.
Page W. – Trans. Brit. Mycol., Soc., 1951, **34**, p. 539.
Parmasto E. – Secned, mis Kasvavd seent. Eesti loodus, 1959, 5, p. 306.
Parmasto E. – Folia Cryptogr. Estonica, 1974, 6, p. 41.
Patil B.V. – Curr. Sci., 1960, **29**, 6, p. 229.
Pechak D., Crang R. – Mycologia, 1977, **69**, 4, p. 783.
Perker E.I. – Europ. J. Forest. Pàthol., 1977, **7**, 4, p. 251.
Peterson P.D., Johanson H.W. – Phytopathology, 1928, **18**.
Philipp A. – Arch. Gartenbau, 1963, **11**, 8, p. 613.
Philipp W.D., Crüger G. – Ztschr. Pflanzenkrankh. und Pflanzensclutz, 1979, **86**, 3/4, p. 129.
Pielka J. – Zesz. nauk. Wyrszeyszkoly roln. Krakowie, 1957, **2**, 2, p. 209.
Pielka J. – Zesz. Probl. posterow. nauk roln., 1962, **35**, p. 223.
Pohjakallio O., Salonen A., Rukola A., Ikaheimo K. – Acta agr. scand., 1956, 6, p. 178.
Pruszynska-Gondek M. – Acta mycol., 1974, **10**, 2, p. 327.

Rabenchorst L. – Kryptogr.-Fl., Leipzig, 1901, 4, p. 480.
Rakvidhyasastra V., Butler E.E. – Mycologia, 1973, 65, 3, p. 580.
Rao P.N., Salam M.A. – Sci. and Cult., 1960, 25, 10, p. 601.
Rao R.N., Pavgi M.S. – Canad. J. Bot., 1976, 54, N 3/4, p. 220.
Raper K., Thom C. – A manual of the Penicillia. Baltimore, 1949.
Raybaud L. – Compt. rend. Soc. biol. Paris, 1921, 84, p. 213.
Rifai M.A. – Mycol. Pap., 1969, p. 116.
Rishbeth J. – Europ. J. Forest. Pathol., 1979, 9, 6, p. 331.
Rudakov O.L. [Рудаков О.Л.] – Mycologia, 1978, 70, 1, p. 150.
Schulz U. – Mitt. Biol. Bundesanst. L. Fostwirt. Berlin, 1979, 191, p. 214.
Sebesta J., Bartos P. – Rost. viroba, 1964, 10. 9, p. 869.
Sevilla M.J., Isusi P., Gutierrez R., Uruburu E.L. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1977, 68, 2, p. 300.
Shigo A.L. – Mycologia, 1958, 50, p. 757.
Shigo A.L. – Trans. N.Y. Acad. Sci., 1960a, 22, p. 365.
Shigo A.L. – Mycologia, 1960b, 52, p. 584.
Shigo A.L., Anderson C.D., Barnett H.L. – Phytopathology, 1961, 51, p. 616.
Simmons E.G. – In: Culture collections. Univ. Toronto Press, 1963.
Singh R.A., Singh S.L., Pavgi M.S. – Indian Phytopathol., 1973, 26, 4, p. 734.
Singh S.L., Pavgi M.S. – Sci. and Cult., 1975, 41, 6, p. 295.
Skidlmore A.M., Dickinson C.H. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976, 66, 1, p. 57.
Slifkin M.K. – Mycologia, 1961, 53, p. 183.
Slifkin M.K. – Mycologia, 1963, 55, p. 172.
Sneath P.H. – Taxon, 1976, 25, p. 437.
Sneath P.H. – Microbiol. Lett. Univ. Leicester, LE 7RH, 1977, 1, p. 333.
Sneh B., Humble S.J., Lockwood J.L. – Phytopathology, 1977, 67, 5, p. 622.
Smallay A., Hansen K. – Mycologia, 1957, 49, p. 529.
Snyder W.C., Walis G.W., Smith S.N. – In: Theory and practice of biological control. L.: Acad. Press, 1976, p. 521.
Srinivasan K.V., Kannan A. – Curr. Sci. India, 1975, 44, 10, p. 354.
Steinberg R.A. – In: Proc. Third. Intern. Congr. Microbiol., 1939.
Sundaram N.V. – J. Agr. Sci., 1962, 32, 4, p. 266.
Sydow H. – Ann. Mycol., 1926, 24, p. 360.
Svàtek E. – Čs. farm., 1965, 14, p. 420.
Tabata T., Kondo T. – J. Jap. Wood Res. Soc., 1976, 22, 1, p. 40.
Tabata T., Kondo T. – J. Jap. Wood Res. Soc.; 1977, 23, 4, p. 209.
Tanaka H., Phaff H.J. – J. Bacteriol., 1965, 89, p. 1570.
Tandom R.N., Agarwala R.K. – Indian Acad. Sci., 1956, 43, p. 1.
Thom C. – Mycologia, 1954, 46, p. 1.
Tomasi R. – Micol. Italy, 1977, 6, 1, p. 3.
Tsuneda A., Skoropad W.P., Tewari J.P. – Phytopathology, 1976, 66, 9, p. 1056.
Tsuneda A., Skoropad W.P. – Canad. J. Bot., 1977, 55, 4, p. 448.
Tubaki K. – Annu. Rept. Inst. Ferment. Osaka, 1963, 1.
Turner G.J., Tribe H.T. – Plant Pathol., 1975, 24, 2, p. 109.
Turner G.I., Tribe H.T. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976, 66, 1, p. 97.
Twarowska I. – Pr. Inst. bad. les., 1972, 405, p. 563.
Tveit M., Wood R.K. – Ann. Appl. Biol., 1955, 43, p. 538.
Valadon L.R., Mummery R.S. – Microbios, 1974, 10A, 41, p. 97.
Valadon L.R., Travis R.L., Key J.L. – Physiol. plant., 1975, 34, 3, p. 196.
Vaselu D. – Zbl. Bakterial., Parasitenk. Infektionskrankh. und Hyg., 1976, 2, 133, 4, p. 341.
Vaselu D. – Phytopathol. Ztschr., 1977, 90, 2, S. 113.
Vaselu D. – Sb. UVTIZ-Ochr. rostl. Czéchosl., 1979, 15, 2, p. 103.
Weindling R. – Phytopathology, 1932, 22, p. 837.
Wiendling R., Emerson O. – Phytopathology, 1936, 26, p. 1068.
Whaley J.W., Barnett H.L. – Mycologia, 1963, 55, p. 199.
Wickerham L.J., Kurtzman C.P. – Mycologia, 1975, 67, 2, p. 342.
Williams J.I. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1975, 64, 2, p. 255.
Wollenweber H.W., Reinking O.A. – Die Fusarien. B.: Paul Parey, 1935.
Wynn A.R., Epoton H.A. – Mycol. Soc., 1979, 73, 2, p. 255.
Xenopoulos S., Millar C. – Trans. Brit. Mycol. Soc., 1977, 68, 1, p. 127.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ-ХОЗЯЕВ

Антракноз арбуза 33, 41
Антракноз клевера 29, 30, 31, 47
Апоплексия 7

Белая гниль растений 7

Гниль сахарной свеклы 7
Головня 119
Головня злаков 118

Зеленая мгоскардина насекомых 106, 108

Клейстоспориоз абрикосов 33
Корневые гнили 7
Корневая губка 7
Красная пятнистость щавеля 29

Макромицеты 19, 20, 21, 22, 23, 24, 36, 85, 100
Микромицеты 19, 20, 22, 23, 26
Мильдью винограда 7, 33, 34, 41
Монилиоз косточковых и семечковых пород 34
Мучнистая роса 7, 27, 28, 32, 33, 34, 37, 40, 42
Мучнистая роса абрикосов 33
– – бересклета 32
– – горца почечуйного 33
– – дуба 33
– – люцерны 36
– – огурцов 38
– – подорожника 36
– – полыни 36
– – розы 33, 36, 40
Мучнистая роса свеклы 33, 34
– – яблони 33

Пирикулярия риса 36
Прикорневая гниль пшеницы 7
Пузырчатая головня кукурузы 7, 33
Пятнистый некроз виноградной лозы 35

Ржавчина 7, 18, 19, 29, 32, 33, 34, 40, 41, 42, 48, 83, 114, 118, 119, 121
– бамбука 32
– дурнишника 31
– ежевики 31, 75
– злаков 17, 29, 30, 31, 32, 33, 86
– кукурузы 15
– смородины 29
– элеутерококка 36

Септориоз свеклы 33
Склероспороз 7
Спорынья 7

Трутовики 13, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 32, 33, 34, 35, 36, 42, 81, 82, 94, 99, 101, 112, 113

Фузариозный вилт 7

Шампиньоны 25, 27, 92, 103, 104, 115
Шляпочные грибы 13, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 33, 34, 35, 36, 42, 92, 94, 99, 101, 105, 112, 113, 116

Черная корневая гниль огурцов 7

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ-ХОЗЯЕВ

Agaricus bisporus (J. Lange) Imbach 19, 20, 21, 22, 23, 24, 72, 90, 91, 95, 113
Albugo candida (Pers. et Chev.) Kuntze 33
Alternaria Nees ex Fr. 12
Alternaria alternata Keisler 12, 20, 21, 22, 23, 65, 69, 73, 85, 102, 107, 111, 120
Alternaria brassicae (Berk.) Sacc. 12, 13
A. porri (Ellis) Cif. 69
A. solani (Ell. et Mart.) Sor. 48
Amanita Fr. 74, 116
A. muscaria (L. ex Fr.) Hooker 21, 74
Amanitopsis vaginata Roze 116
Armillaria mellea (Vahl. ex Fr.) Kummer 85, 112
Ascochyta Lib. 56
A. pinodes (Berk. et Blox.) Jones 56
A. pisi Lib. 48, 56
Aspergillus niger v. Tiegh. 30
Asterina Lev. 71
Aureobasidium caulivorum (Kirchner) W.B. Cke. 19, 20, 21, 22, 23, 29, 30, 56, 74, 76, 82, 83

Boletus Pat. 75, 77
B. edulis Bull. ex Fr. 20, 22, 23, 75, 111
Botrytis cinerea Pers. ex Fr. 27, 29, 31, 32, 44, 47, 70, 75, 77, 91, 107, 125

Candida tropicalis Berkhout 50
Cantharellus cibarius Fr. 21, 24, 95
Cercospora beticola Sacc. 93
Choanephora cucurbitarum (Berk. et Rav.) Thaxter 10
Cladosporium fulvum Cke. 21, 22, 24, 48, 101, 109
C. herbarum (Pers.) Lk. ex Fr. 19, 79, 95, 96
Clavicipitales 6
Claviceps purpurea (Fr.) Tul. 8, 70
Clitocybe Fr. 18, 20, 21, 22, 23, 69, 72, 74, 76, 86, 101, 112, 113, 120
C. amara Quel. 112
C. clavipes (Pers. ex Fr.) Kummer 9, 10, 20, 22, 23, 24, 26, 76, 90, 97, 106, 109, 112, 116
C. fumosa Quel. 76
C. gilva (Pers. ex Fr.) Kummer 85
C. subalutacea Gillet 23, 24, 26, 72, 73, 94, 95
Coleosporium Lev. 114
Colletotrichum lagenarium (Pass.) Ellis et Halst. 92, 95
Cordyceps militaris (L.) Lk. 106, 108, 109
Corticium Fr. 21
Cortinarius Fr. 103, 113
Cronatrium flaccidum Winter 43
Cytospora ambiens Sacc. 27, 105
C. capitata Sacc. 78
C. leucostoma Sacc. 24, 94
C. persoata (Fr.) Sacc. 8, 24, 94
C. pinastria Fr. 23

Dictyolus muscigenus Quel. 112
Eccilia Fr. 105
Echinobotryum atrum Cda. 69
Endomyces reessii Walt. 46, 48
Erysiphales 6
Erysiphe Lk. 37, 67, 69, 72, 77
E. cichoracearum DC. 15, 19, 22, 37, 38, 39, 69, 70, 74, 77, 91, 92, 109, 111, 120, 125
E. communis Fr. 19, 20, 37, 39, 67, 72, 73, 78, 110, 111
E. graminis DC. 19, 20, 22, 23, 37, 69, 70, 79, 84, 87, 97, 106, 107
Exoascales 6

Fistulina hepatica (Hudson) Fr. 19, 20, 118
Fomes Gillet 19, 21, 23, 25, 32, 67, 70, 72, 77, 80, 83, 85, 102, 113, 122, 123
F. fomentarius (L. ex Fr.) Gillet 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 67, 68, 69, 71, 73, 77, 81, 83, 84, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 95, 99, 100, 101, 102, 104, 106, 108, 109, 110, 113, 119, 120, 122
Fomitopsis annosa (Fr.) Karst. 8
Fusarium Lk. ex Fr. 12, 21, 31, 103, 116
F. nivale (Fr.) Ces. 48
F. oxysporum Schlecht. 22, 44, 48, 87, 125
F. sporotrichiella Wr. em Bilai 31, 32, 48

Helminthosporium Lk. 73, 110
H. sativum Pammel, King et Bakke 44, 45, 46, 47, 48, 106, 108, 109, 125
Helvella Linne 115
H. lacunosa Afz. ex Fr. 114
Hirschioporus abietinus (Dicks.) Donk 8
Hypholoma fasciculare (Hudson ex Fr.) Kummer 21

Ixocomus luteus (Fr.) Quel. 24

Lachnea hemisphaerica (Wigg.) Rehm 82
Lactarius Fr. 6, 8, 18, 22, 68, 76, 85, 108
L. resimus Fr. 107
L. rufus (Scop. ex Fr.) Fr. 19, 68, 82, 83, 85
L. scrobiculatus Fr. 113

L. turpis Fr. 26, 68, 82, 85, 109
L. vellereus Fr. 20, 85, 101
Lentinus tigrinus (Bull. ex Fr.) Fr. 113
Leveillula Arnaud 37

Macrosporium Fr. 29, 33, 48
Marssonina rosae Died. 40, 41
Melampsora Cast. 114
Merulius Fr. 23, 97
Microsphaera Lev. 37, 85, 87
M. alphitoides Griff. et Maubl. 37, 39, 85, 87
Monilia fructigena Pers. 106
Mortierella alpina Peyronel 120
Mucor Micheli em Ehr. 33
Mycena Fr. 18, 21, 22, 70, 101, 108
M. epipterygia (Scop. ex Fr.) S.F. Gray 19, 111
M. vulgaris (Pers. ex Fr.) Kummer 70

Nectria Fr. 89
N. cinnabarina (Tode) Fr. 20, 21, 22, 27, 67, 69, 74, 91, 101, 120
N. gliocladioides Smalley et Hansen 103
N. viridescens C. Booth 88
Nyctalis Fr. 81

Omphalia Fr. 19, 78
O. umbellifera Fr. 20, 112
Oidium erysiphoides Fr. 37, 92, 109
Ophiobolus graminis Sacc. 8
Ovularia monosporia (West.) Sacc. 20, 29, 78, 122

Panus rubis Fr. 113
Paxillus involutus Fr. 20, 21, 22, 23
Peridermium strobi Kleb. 43
Peronosporales 5
Peziza Dill. 115
P. calyx 114
Phoma betae Frank 118
Phomopsis sclerotioides Kesteren 8
Phragmidium rubi (Pers.) Wint. 31
Phycomyces blakesleeanus Burgeff 10
Phyllactinia Lév. 37
Physalospora Niessl. 12
Phytophthora infestans d By 17, 20, 21, 22, 23, 24, 30, 44, 45, 46, 84, 87, 95, 103, 120, 125
Plasmopara viticola (Berk. et Curt.) Berl. et de T. 34, 74, 75, 76, 78, 87, 120
Pleurotus 13
Pluteolus reticulatus Fr. 85
Podosphaera Kunze 37
Polyporus Fr. 14, 20, 21, 22, 23, 25, 32, 64, 69, 72, 74, 78, 80, 81, 83, 85, 92, 97, 101, 102, 103, 113, 117
P. amorphus Fr. 88
P. pergamenus Fr. 23, 97
P. radiatus Fr. 20, 26, 119
P. sulphureus (Bull.) Fr. 23, 26, 69, 74, 81, 87, 99, 103

Puccinia Pers. 20, 22, 24, 69, 79, 94, 95, 118
P. coronata (Cda) Kleb. 19, 20, 21, 23, 29, 74, 79, 83, 87, 118, 119, 120
P. graminis Pers. 22, 23, 32, 34, 36, 44, 78, 91, 95, 104, 120, 125
P. malvacearum Mont. 114
P. persistens Plowr. 34
Pyricularia oryzae Cav. 77, 87, 111, 120
Pythium Pringsh. 8

R. tulasnei Sacc. 69
Rhacodiella vitis Sterenb. 35
Rhizoctonia solani Kuehn 13, 14, 17
Rhizopus nigricans Ehr. 48
Russula Fr. 20, 21, 22, 74, 76, 81, 101, 112
R. decolorans Fr. 26
R. foetens Fr. 20, 22, 23, 24, 26, 74, 76, 94, 101, 112, 113, 115
R. ochroleuca Fr. 112, 114
R. rubra Fr. 23
R. vesca Fr. 105, 112

Saccharomyces cerevisiae Hans. 50
Schizophyllum Fr. 13, 21, 71, 78, 117
S. commune Fr. 71
Sclerospora graminicola Schröt. 8
Sclerotinia Fuck. 7
Sclerotium Rudolphi 7
Scolecotrichum vitiphyllum (Speschn.) Karak. 111
Sepedonium mucorinum Harz 31, 123
Septoria Sacc. 118
S. avenae Frank 54
S. tritici Desm. 103
S. nodorum Berk. 44, 125, 141
Sphaceloma ampelinum be By 44, 48, 68, 94, 125
Sphaerotheca Lev. 37
S. fuliginea Poll. 19, 37, 39
S. macularis Jacz. 19, 37, 39
S. pannosa (Wallr.) Lév. 37, 39, 74
S. tomentosa otth. 15
Stereum hirsutum (Willd.) Pers. 82

Trichothecium roseum (Pers.) Lk. ex S.F. Gray 30

Uncinula Lév. 37
U. clandestina Schröt. 37
Uredinales 6
Uredinopsis mirabilis 43
Ustilaginales 6
Ustilago zeae (Beck.) Ung. 8

Verticillium dahliae Kleb. 44, 46, 48, 94, 113, 125
V. vile (Karst.) Hughes 24, 96

Xerocomus subtomentosus (L. ex Fr.) Quel. 76

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ МИКОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ *

Acladium (Lk.) Fr. 25, 68, 78
A. curvatum Bon. 19, 78, 125
A. dubium (Pers.) Hughes 19, 78, 125
A. fimbriatum Rudak. 19, 78, 79, 125
Acremonium (Lk.) Fr. 6, 13, 14, 24, 25, 29, 34, 36, 48, 64, 86, 88
A. alternatum Lk. ex S.F. Gray 17, 19, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 87, 125
A. arxii W. Gams 19, 27, 29, 87, 88, 126
A. bactrocephalum W. Gams 86, 126
A. biseptum W. Gams 126
A. butyri (Beyma) W. Gams 19, 87, 88, 126
A. crotocinigenum (Schol-Schwarz) W. Gams 19, 87, 88, 89, 126
A. cymosum W. Gams 87, 89, 126
A. curteps W. Gams 126
A. domschii W. Gams 126
A. hansfordii (Deighton) W. Gams 19, 57, 86, 89, 90, 126
A. implicatum (Gilman et Abbott) W. Gams 126
A. incrustatum W. Gams 86, 90, 126
A. lichenicola W. Gams
A. murorum (Cda) W. Gams 126
A. polychromum (Beyma) W. Gams 126
A. roseogriseum (Saksena) W. Gams 19, 87, 89, 90, 126
A. rutilum W. Gams 126
A. sclerotigenum (F. et V. Morean ex Valenta) W. Gams 126
A. strictum W. Gams 126
A. terricola (Miller et al.) W. Gams
A. verticillatum Lk. 33
A. zonatum (Sawada) W. Gams 19, 32, 87, 89, 126
Acrocylindrium Bon. 64, 96
A. cylindrosporum Lind. 19, 96
Acrospeira Berk. et Br. 6
Acrosporium
Acrostalagmus fungicola Preuss 94
A. koningii (Oud.) Duche et Heim 98
Acroteca Fuck. 6
Actinomucor elegans (Eidam) Benjam. et Hesselt. 125
Actinomyces cineraceus Krassiln. 50, 125
Aleuriosporae 62
Alternaria Nees ex Fr. 13, 16, 24, 26, 33, 41, 126
A. alternata (Fr.) Keissler 19, 29, 30, 32, 33, 34, 48, 59, 126
Amblyosporium Fres. 63, 109
A. botrytis Fres. 36, 109, 127
Ampelomyces Ces. ex Schlecht. 6, 7, 9, 13, 15, 16, 17, 27, 32, 33, 36, 37, 39, 40, 42, 48, 57, 60, 61, 125
A. artemisiae (Vogl.) Rudak. 19, 38, 59, 127
A. heraclei (Dejeva) Rudak. 34, 54, 59, 127
A. humuli (Fautr.) Rudak. 19, 127
A. novoae (Unamuno) Rudak. 59, 127
A. parasiticus (Sacc.) Rudak. 127
A. phlomidis (Dejeva) Rudak. 127
A. plantaginis (Oud.) Rudak. 19, 127
A. polygoni (Poteb.) Rudak. 38, 59, 127
A. quercinus (Syd.) Rudak. 59, 127
A. quisqualis Ces. 59, 127
A. ulicis (Adams) Rudak. 19, 59, 127
A. uncinulae (Fautr.) Rudak. 127
Aphanocladium album (Preuss) W. Gams 7, 16, 127
Aposphaeria caespitosa Jacz. 19, 127
Arthrobotrys Cda. 64, 85
A. longispora Preuss 19, 29, 85
Arthrosporae 62
Ascophanus Boud. 6
Aspergillus Micheli ex Fr. 66, 110
A. calyptratus Oud v. italicus Ferr. 110
A. fumigatus Fres. 19, 59, 110, 127
A. niger v. Tiegh. 31, 33, 59, 110, 111, 127
A. virens (Lk.) Fr. 36, 59, 110, 111, 127
Asterina Lev. 6
Asterophora Ditmar 66, 81
A. lycoperdoides (Bull.) Ditmar ex Fr. S.F. Gray 81
Aureobasidium Viala et Boyer 63, 71, 74

* Курсивом даны синонимы.

A. pullulans (d By) Arn. 11, 19, 27, 31, 33, 34, 36, 40, 54, 74, 127
Bactridium Kunze 6
Beauveria Vuill. 64, 79
B. bassiana (Bals.) Vuill. 19, 79, 127
B. densa (Lk.) Picard. 79
Bispora cornuta Cda 15
Blastosporae 62
Blastotricum Cda 66
Botryoxylon Ciferri 48, 64, 84
B. geniculatum (Cda) Ciferri 11, 19, 30, 59, 84, 127
Botrytis Micheli ex Fr. 6, 27, 28, 29, 31, 32, 64, 82
B. agaricina Lk. 113
B. basiana Bals. 79
B. cinerea Pers. ex Fr. 11, 19, 26, 27, 29, 31, 32, 42, 44, 48, 59, 82, 83, 125, 128
B. geniculata Cda 84
B. gonatobotryoides Cke et Mass. 19, 59, 83, 128
B. sylvatica Malenson. 84
B. tephroidea Sacc. et Ell. 83, 84
Brachysporium Sacc. 6

Calcarisporium Preuss 12, 48, 64, 82, 84, 85
C. antibioticum Haller. et Loeffer 85
C. arbuscula Preuss 12, 16, 18, 19, 25, 26, 27, 45, 59, 82, 85, 128
C. griseum Speg. 20, 84, 85
C. parasiticum Barnett 12, 16, 128
Calonectria d N. 6
Candida Berkh. 63
Cephalosporium acremonium Cda. 7, 59, 95
C. curtipes Sacc. v. uredinicola Sukapure et Thirum. 95
C. eichhorniae Padw. 91
C. mycophilum Tubaki 87
C. stelatum Harz 84
Chaetocladium jonesii (Berk. et Br.) Fres. 12
Chaetodimerina Hansf. 6
Chaetomium Kunze ex Fr. 7, 48, 56
C. cochlioides Pallis. 20, 48, 59, 128
C. elatum Kunze ex Fr. 128
Chaetophoma Cke. 6
Chionomyces Deight. et Piroz. 64
Chloridium Lk. 6
Chromosporium Cda. 6, 62
Chrysosporium Cda. 63, 66, 71, 73
C. asperatum Carmich. 128
C. keratiophilum Carmich. 128
C. pannorum (Lk.) Hughes 73, 128
Chytridiales 9
Chytridium A. Braun 5
Cicinnobolus Ehrenb. 61
Citromyces Wehm. 66
C. thomii Maire (=Penicillium thomii Maire) 11
Cladobotryum Nees 34, 36, 66, 112
C. agaricinum Nees 113
C. binatum (Preuss) Sacc. 16, 20, 24, 112, 113, 128
C. varium Nees ex Duby 18, 24, 25, 26, 27, 32, 36, 59, 112, 113, 128
C. verticillatum (Lk. ex S.F. Gray) Hughes 112, 113, 128
Cladosporium Lk. ex Fr. 13, 16, 20, 26, 28, 33, 36, 41, 48
C. aecidiicola Thuem. 13, 29, 31, 34, 41, 128
C. balladinae Deighton 20, 128
C. elegantulum Pidopl. et Deniak 20, 128
C. epichlois Lobik 36, 129
C. herbarum (Pers.) Lk. ex Fr. 20, 30, 32, 33, 59, 129
C. hordei Fr. 129
C. secedens Th. 59, 129
C. tranchelii Pidopl. et Deniak 129
C. tuberculatum Fr. 129
C. umbrinum Fr. 129
Colletotrichum Cda.
C. gloeosporioides Penz. 41
Coniothyrium Cda. 6
C. minitans Campbell 7
Corethropsis Cda. 64
Cryptoleptosphaeria moravica Petr. 20, 129
Cylindrium Bon. 63, 70
C. cordae Sacc. 20, 27, 70, 129
Cylindrocarpon Wr. 6, 116, 121, 123
C. album (Sacc.) Wr. 129
C. luteoviride Deighton et Pirozynski 121
C. obtusisporum (Cke. et Harkn.) Wr. 20, 29, 31, 59, 121, 122, 123, 129
C. peronosporae (Fautr. et Lambotte) Rudak. 33, 121, 122, 129
C. rhodospermum (Cda) Rudak. 121, 122, 123, 129
C. stilbophilum (Cda) Rudak. 20, 31, 121, 123, 129
Cylindrocephalum Bon. 63, 84
C. stellatum (Harz) Sacc. 20, 59, 84, 129
Cylindrophora Bon. 64, 101, 129
C. alba Bon. 20, 101, 129
Cylindrospora coleosporii Schroet. 114

Dactylaria Sacc. 64
Dactylella Grove 66
Dactylium Nees ex Fr. 14, 34, 36, 48, 66, 111
D. agaricinum Sacc. 111
D. boletorum Sacc. 20, 111, 129
D. dendroides (Bull.) Fr. 18, 20, 24, 25, 36, 111, 129
D. fusarioides Fragoso et Ciferri 129
D. mycophilum Oud. 112
Darluca Cast. 6, 17, 30, 41, 48, 60

D. australis Speg. 129
D. filum (Bivona ex Fr.) Cast. 7, 13, 15, 17, 20, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 57, 129
Dasyscypha Fr. 6
Dendrochium epistromum Sacc. et Briard. 129
Dendryphion nanum (Nees ex Lk.) Hughes
Dendryphium Wallr. 6
Dicranidion Harkn. 66
Dicranofora Schroet. 48
Didymaria helvellae Cda. 114
Didymocladium ternatum (Bon.) Sacc. 113
Didymopsis Sacc. et Marchal 64, 114
D. helvellae (Cda.) Sacc et Marchal 114, 115, 129
Didymosphaerina Hansf. 6
Dimargaris verticillata R.K. Benjamin 15
Dimerina Th. 6
Diplocladium Bon. 6, 14, 34, 59, 66, 112, 129
D. majus Bon. 20, 24, 26, 27, 112, 129
D. penicilloides Sacc. 20, 24, 59, 112, 130
Domingoella Petr. 6
Dothichiza pityophila (Cda.) Petrak 74

Echinobotryum Cda. 20, 29
E. atrum Cda. 32, 59, 130
E. rubrum Sor. 130
Ectostroma polypori Kirch. 130
Epicoccum nigrum Lk. 130
Episoma Syd. 6
Eriomycopsis Speg. 6, 64, 65
Eurotiales 6
Exoascales 6

Flahaultia Arn. 66
Fusarium Lk. ex Fr. 6, 9, 14, 25, 28, 29, 31, 33, 34, 36, 46, 48, 59, 60, 116
F. aquaeductuum (Radlk. et Rabh.) Lagh. 117, 130
F. avenaceum (Fr.) Sacc. 59, 117, 130
F. bulbigenum Cke. et Mass. 33
F. epistromum (Höhn.) Booth 20, 32, 117, 118, 130
F. equiseti (Cda) Sacc. 20, 29, 117, 118, 130
F. flocciferum Cda. 117, 118, 130
F. heterosporum Nees ex Fr. 117, 119, 120, 130
F. lateritium Nees ex Fr. 20, 117, 119, 130
F. moniliforme Sheld. 20, 59, 117, 119, 130
F. nivale (Fr.) Ces. 20, 59, 117, 119, 130
F. oxysporum Schlecht. 20, 27, 30, 35, 59, 117, 120, 130
F. pucciniophilum Sacc. et Syd. 32, 33, 34, 41, 59, 116, 117, 120, 130
F. roseum Lk. 8
F. semitectum Berk. et Rav. 8
Fusidium (Lk.) Fr. 121
F. peronosporae Fautr. et Lambotte 122
F. rhodospermum Cda. 122
F. stilbophilum Cda. 123
Fusoma Cda. 66

Geomyces Traaen 63, 73
G. pannorum Sigler et Carmich. 21, 31, 73, 130
Geotrichum (Lk.) Fr. 6, 63, 70, 130
G. bipunctatum Rolland et Fautr. 70
G. candidum Lk. 130
Gilmaniella Barron 6
G. humicola Barron 130
Gliocladium Cda. 6, 14, 25, 45, 48, 60, 64, 65, 101
G. album (Preuss) Petch 21, 30, 102, 130
G. comtus Rudak. 21, 102, 130
G. penicilloides Cda. 21, 30, 102, 130
G. roseum (Lk.) Bain. 8, 13, 34, 102, 103, 130
G. virens Miller, Giddens et Foster 21, 30, 102, 103, 130
G. viride Matr. 21, 32, 47, 48, 102, 103, 130
Gliomastix guttuliformis Brown et Kendrick 130
Gloeosporium aecidiophylum Speg. 131
Glomerularia Peck. 62
Gonatobotrys Cda. 63, 85
G. flava Bon. 85
G. simplex Cda. 12, 16, 131
Gonatorrchodiella Thaxt. 65

Hansfordia triumfettae Hughes 131
Haplaria Lk. ex Wallr. 64, 81
H. repens Bon. 21, 25, 81, 85, 131
Haplographium Berk. 11
H. fuscipes (Preuss) Sacc. 21, 131
Harziella Cost. et Matruch. 64, 100
H. capitata Cost. et Matruch. 100
Helicogonium jacksonii White 11
Helicomyces Fr. 66
Helminthosporium Lk. 131
Heterosporium Klotzsch 6
Hyalopus Cda. 24, 64, 86
H. mycophilus Cda. 21, 86, 131
H. parasitans Berk. et Curt. 21, 86
Hypocrea Fr. 21, 100
H. aureoviridis Plowr. et Cke. 97
H. fungicola Karst. 25, 72
H. pilulifera Webster et Rifai 99
Hypocreaceae 6

Hypocreales 6
Hyphoderma DC. 63
Hypomyces Fr. 21, 46
H. aurantius (Pers. ex S.F. Gray) Tul. 112
H. ochraceus (Pers. ex Schw.) Tul. 101
H. pezzizae Tul. 82
H. rosellus (Alb. et Schw.) Tul.
H. tuberosus Tul. 109
Hyponectria Sacc. 6
Hypoxylon Bull. ex Fr. 6
H. punctulatum (Berk. et Rav.) Cke. 8

Jacobia Arnaud 63, 79
J. conspicua Arnaud 21, 79, 80, 131

Lejosepium aureum Sacc. et Fautr. 75
Lisea Sacc. 6

Macrosporium Fr. 29, 33, 48
M. obtusum Berk. 131
M. uredinis Ell. et Barth. 21
Malbranchea Sacc. 62, 70
M. pulchella v. sulphurea (Miehe) Cooney et Emers. 70, 131
Malcaria 6
Melanospora Cda 48, 56
M. coemansii West. 131
M. mucoricola Speg. 91
Monacrosporium Oud. 66
Monilia Pers. em. Sacc. 59, 63, 70
M. fungicola Ell. et Barth. 59, 70, 71, 131
M. megalospora (Berk. et Curt.) Sacc. 21, 25, 26, 70, 71, 131
M. mycophila (Pk.) Sacc. 21, 71, 131
Monocillium Saksena 66, 110
M. exsolum Batista et Hine 110, 131
M. nordinii (Bourchier) W. Gams 131
M. tenue W. Gams 131
Monosporium Bon. 46, 64, 100
M. agaricinum Bon. 16, 18, 21, 26, 27, 36, 80, 100, 131
M. meliolicola Speg. 21, 27, 100, 101, 131
M. spinosum Bon. 100, 101, 131
Monotospora Cda 6
M. pumilum Sacc. 21, 131
Mortierella Goem. 24, 34, 35, 36, 48, 56
M. bisporalis (Thaxt.) Bjoerling 131
M. dichotoma Linnem. 21, 131
M. elasson Sideris et Paxton 21, 131
M. hydrophila Linnem. ex W. Gams 21, 131
M. isabellina Oud. 11, 131
M. minutissima Tiegh. 132
M. nigrescens Tiegh. 132
M. rostafinskii Bref. 132
Mucor Micheli em Ehr. 13, 14, 24, 26, 27, 32, 33, 34, 35, 36, 48, 56
M. circinelloides Tiegh. 59
M. globosus Fischer 132
M. hiemalis Wehmer 132
M. parasiticus Bain. 26
M. racemosus Fres. 11, 21, 32
M. ramannianus Moeller 132
M. sciurinus Naumov 132
Mucorales 5, 6
Mycelia sterilia 59
Myceliophthora Cost. 9, 52, 66, 132
M. lutea Cost. 26, 67, 132
Mycochytridiales 9
Mycogone Lk. ex Chev. 6, 9, 14, 34, 46, 48, 60, 63, 101, 115
M. alba (Letell.) Fr. 21, 115, 132
M. cervina (Ditm.) Fr. 21, 36, 115, 132
M. rosea (Lk.) Fr. 21, 24, 26, 27, 59, 115, 116, 132
M. verticillata (Lk.) Spreng. 113
Mycophaga Stev. 6
Mycosticta cytosporicola Flor. 21, 30, 59, 132
Myrothecium verrucaria Ditm. ex Fr. 22, 132

Nectria Fr. 6
N. gliocladioides Smalley et Hansen 103
N. viridescens Booth 88
Nematogonium Desm. 65
Nematothecium Syd. 6
Neoskofitzia Schulzer. 6
Niesslia exilis (Alb. et Schw. ex Fr.) Wint. 132
Nyctalis asterophora Fr. 22

Oedocephalum Preuss 63
Olpidiopsis incrassata Cornu 15
Olpidium A. Braun 5
O. uredinis Lagerh. 7
Oospora Wallr. 14, 16, 25, 62, 67
O. aequivoca (Cda) Sacc. et Vogl. 67, 132
O. candidula Sacc. 33, 41, 57, 67, 132
O. ferruginea Bres. 22, 67, 68, 132
O. hyalinula Sacc. 22, 67, 68, 132
O. hypoxylicola (Preuss) Sacc. et Vogl. 22, 27, 67, 69, 132
O. klebahni Stautz. 59, 133
O. meliolae Hansf. 133
O. nectricola Richon 22, 27, 67, 69, 133
O. nicotianae Penz. et Sacc. 22, 67, 69, 133
O. nivea (Fuck.) Sacc. et Vogl. 67, 69, 133
O. pucciniophila Syd. 94
O. pullulans (Lindner) Lindau 22, 27, 67, 69, 133

Pachybasium bulbicola Toch. et Shimada 97

P. hamatum (Bon.) Sacc. 97
P. terricola Kamysh. 97
Paecilomyces Bain. 66, 110
P. elegans (Cda.) Mason et Hughes 22, 110
Parasitella simlex Bain. 12
Paranectria Sacc. 6
Pedilospora Höhn. 66
Penicillium Lk. ex Fr. 6, 8, 13, 16, 24, 26, 27, 32, 33, 34, 36, 48, 60, 66, 80, 104
P. albicans Bain. 104, 105, 133
P. camemberti Thom 22, 59, 104, 105, 133
P. candidum Lk. ex Fr. 105
P. citrinum Thom. 22, 27, 105, 133
P. commune Thom 105, 106, 133
P. cyaneofulvum Biourge 34, 104, 106, 133
P. hypomycetis Sacc. 103
P. fellutanum Biourge 22, 105, 106, 133
P. lanosum Westling 22, 105, 107, 133
P. lilacinum Thom 22, 104, 107, 133
P. luteum Zukal 22, 54, 59, 104, 107, 133
P. notatum Westling 7, 17
P. novaezeelandiae Beyma 105, 107, 133
P. puberulum (Bain.) Biourge 22, 27, 32, 35, 105, 108, 133
P. purpurogenum Stoll. 22, 25, 105, 108, 133
P. rubellum (Bain.) Biourge 107
P. rugulosum Thom 22, 105, 108, 133
P. spinulosum Thom 105, 108, 133
P. stoloniferum Thom 11, 22, 26, 105, 108, 133
P. tardum Thom 22, 30, 105, 109, 133
P. umbonatum Soppitt 22, 26, 105, 109, 133
P. vermiculatum Dang. 22, 26, 105, 109, 133
Peniophora gigantea (Fr.) Mass. 8
Phaeodimeriella Speg. 6
Phaeophragmeriella 6
Pharcidia Körber 48, 56
P. epicymatia (Wallr.) Wint. 36, 133
Phialophora gougerotii 134
P. radicicola Cain 8
Phialosporae 62
Phoma Sacc. 36
P. agaricicola Rostr. 133
Phragmodimerium Petr. et Ciferri 6
Phyllosticta pucciniospila Mass. 22, 133
Physalospora 56
Physalospora colemae Wint. 22, 133
Piptocephalidaceae 5, 13, 42
Piptocephalis d By 11, 15, 16
P. benjaminii (Embree) Benjam. 133
P. cylindrospora Bain. 133
P. repens Tiegh. 134
P. unispora Benjam. 134
P. virginiana Leadb. et Mercer 10, 15
Pleospora Rabenh. 6
Pleotrachelus Zopf 6
Pleurotus Fr. 13
Podosporium Schw. 6
Polyporus Fr. 13
Pseudofusidium hansfordii Deighton 89
Pseudodiplodia Karst. 6
Pullularia pullulans (d By) Berkh. 74
Pyrenochaeta erysiphoides Sacc. 134
P. mitteriella Sahni. 22, 27, 28, 134
Pyrenopeziza Fuck. 6
Pyricularia Sacc. 66
Pythium oligandrum Drechler 8

Radulosporae 62
Ramularia Ung. 17, 66, 114, 122
R. coleosporii Sacc. 41, 114
R. helvellae Opiz. 114
R. obtusispora (Cke. et Hark.) Wr. 122
R. rosea (Fuck.) Sacc. 41
R. uredinis (Voss.) Sacc. 31, 41, 114
Rhacodium Pers. 32
R. nidulus Sacc. 22, 33, 134
Rhinotrichum Cda. 6, 64, 80
R. alterosum Viegas 22, 80, 82, 134
R. aureum Cke. et Mass. 22, 80, 81, 82, 134
Rhizoctonia solani Kuehn 13, 14, 17
Rhizophidium Schenk 5
Rhizopus Ehr. 56
R. oryzae Went et Prin. Geerligs 22
Rosellinia Ces. et de N. 5, 56

Saccardemyces P. Henn. 6
Saprolegniales 5
Schizophyllum Fr. 13, 78
Sclerophoma Höhn. 74
Sclerotium fungorum Fr. 22, 30, 134
S. rhizodes Auersw. 22, 134
Scopulariopsis Bain. 25, 65, 104
S. brevicaulis (Sacc.) Bain. 22, 59, 104, 134
S. (Cost. et Matr.) Vuill. 23, 104, 134
Sepedonium Lk. 6, 9, 14, 31, 48, 60, 63, 72, 74, 76
S. ampullosporum Damon 23, 75, 76, 134
S. chlorimun (Tul.) Damon 75, 76, 134
S. chrysospermum (Bull.) Fr. 12, 18, 23, 58, 59, 72, 75, 76, 134
S. chrysospermum Nees 11, 16, 18, 26, 72, 75, 134
S. curvisetum Harz 31, 36, 74, 76, 134
S. macrosporum Sacc. et Cav. 74, 76, 134

S. mucorinum Harz 18, 31, 33, 34, 75, . 77, 134
S. mycophilum Lk. 75
S. tulasneanum Plowr. ex Sacc. 23, 75, 77, 134
Septocylindrium Bon. 63
Septoria aecidiicola Pat. 31, 134
Sirosperma floridana West. 23, 30, 134
Sordaria Ces. et de N. 56
S. fimicola Ces. 33, 134
Spadicoides xylogenum (A.L. Smith) Hughes 134
Spermosporella Deight. 64
Sphaeriales 6
Sphaeronaema oxysporum Berk. 134
Spicaria Harting 64, 91
S. densa (Lk.) Vuill. 79
S. elegans (Cda) Harz 110
S. mucoricola Speg. 23, 91, 134
S. valdiviensis Speg. 91, 134
Spinellus Tiegh. 32
S. chalybaeus (Dozy et Molkenb.) Vuill. 32, 135
Sporidesmium dolichopus Passer. 135
S. sclerotiorum 7
Spermosporella Deight. 64
Sporotrichum (Lk.) Fr. 6, 14, 24, 25, 29, 32, 48, 63, 71, 73, 74
S. aeruginosum Schw. 23, 36, 71, 74, 135
S. aeruginosum v. microsporum Karst. 72
S. aureum (Lk.) Fr. 74
S. biparasiticum Bub. 74
S. carnis Brooks. et Hansf. 73
S. chrysospermum Harz 23, 33, 71, 72, 135
S. croceum G. Kunze et Schm. 23, 71, 72, 135
S. fungicola (Cda) Lind. 71, 73, 135
S. fungorum Lk. 75
S. hospicida Schulz. et Sacc. 27, 73
S. mycophilum Lk. ex Fr. 16, 23, 34, 71, 72, 73, 135
S. parasiticum Pk. 71, 72, 73, 135
S. phalloidearum (Cda) Rabh. 71, 72, 73, 135
Stachylidium variabile Sch. et Sacc. 23, 135
Stemphylium pulchrum Sacc. 23, 59, 135
Stenospora Deight. 64, 65
Stephanoma Wallr. 61, 66, 81.
S. phaeospora 12
S. strigosum Wallr. 81
Stysanus berkeleyi Sacc. 23, 135
Sympodiophora G. Arnold 64, 65, 82
S. stereicola G. Arnold 82
Syncephalastrum racemosum Cohn et Schroet. 23, 26, 135
Syncephalis tenuis Thaxter. 23, 135
Syzygites megalocarpus Ehr. ex Fr. 135

Tetracolum tuberculariae Lk. 135
Thamnidium Lk. 48, 56
T. fulvum (Schroet.) Milko 23, 135
Tieghemiomyces parasiticus Benjam. 15
Tilachlidium pinnatum Preuss 135
Titaea Sacc. 66
Titaella Arn. 66
Tolypomyria fungicola Karst. 99
Torula convoluta Harz 23, 135
T. fusca (Bon.) Sacc. 135
T. graminis Desm. ex Fr. 23, 135
T. herbarum Lk. ex Fr. 33, 135
T. scriptum (Karst.) 135
Trichoconis Clements 64, 65
Trichoderma Pers. ex Fr. 7, 14, 24, 26, 27, 33, 34, 48, 64, 96
T. album Preuss 23, 27, 59, 96, 97, 135
T. argenteum Pers. 59, 98
T. aureoviride Rifai 23, 59, 97, 135
T. dubium Alb. et Schwein. 78
T. glaucum Abbott. 100
T. hamatum (Bon.) Bain. 36, 96, 97, 135
T. harzianum Rifai 23, 97, 136
T. intermedium Desm. 98
T. koningii Oud. 30, 97, 98
T. lignorum (Tode) Harz 9, 11, 23, 25, 26, 30, 32, 34, 35, 45, 47, 59, 96, 98, 136
T. longibrachiatum Rifai 97, 99
T. narcissi Toch. et Shimada 100
T. minutum Bain. 99
T. piluliferum Webster. et Rifai 23, 97, 99, 136
T. polysporum (Lk. ex Pers.) Rifai 23, 26, 97, 99, 136
T. pseudokoningii Rifai 97, 100
T. roseum Pers. 30, 77
T. sporulosus (Lk. ex Pers.) Hughes 99
T. truncorum Bain. 100
T. viride Pers. ex S.F. Gray 23, 96, 100, 136
Trichosporium herbarum Jaap. 23, 136
Trichothecium Lk. ex Fr. 63, 77, 111
T. agaricinum Bon. 111
T. arrhenopum Drechs. 77
T. candidum Wallr. 77
T. helminthosporii Sacc. 77
T. mutatum Jungh. 77
T. obovatum Sacc. 77
T. polyctonum Drechs. 77
T. roseum (Pers.) Lk. ex S.F. Gray 7, 13, 23, 30, 31, 32, 33, 34, 47, 77, 136
Trinacrium Riess 66

Triposporina Höhn. 66
Tritirachium Limber. 11, 23, 63, 80
Tuberculina Sacc. 17, 43
T. fungicola Peck. 16
T. maxima Rostr. 43
T. persicina Ditm. 7, 16, 24, 28, 29, 31, 34, 42
Tuberculispora Deight. et Piroz. 66
Tympanosporium W. Gams 63
T. parasiticum W. Gams 136

Vermispora Deight. et Piroz. 64
Verticilliopsis Cost. 65
Verticillium Nees ex Wallr. 6, 9, 13, 14, 25, 34, 45, 48, 57, 65, 91, 93
V. agaricinum (Lk.) Cda. 24, 92, 93, 136
V. berkeleyanum Karst. 24, 92, 93, 136
V. capitatum Ehr. 33, 41, 92, 136
V. cercosporae Petr. 33, 92, 93, 136
V. compactiusculum Sacc. 33, 92, 93, 94, 136
V. discisedum Sacc. et Fairm. 24, 92, 93, 94, 136
V. fungicola (Preuss) Hassebr. 59, 89, 92, 94, 136
V. fungicola (Preuss) Janke 94
V. fusisporum W. Gams 136
V. hamatum Bon. 97
V. lamellicola (F.E. Smith) W. Gams 24, 92, 94, 136
V. lateritium (Ehr.) Rabenh. 95
V. lecanii (Zimm.) Viegas 136
V. leptobactrum W. Gams 137
V. marquandi Mass. 24, 92, 94, 137
V. microspermum Sacc. 24, 92, 95, 137
V. niveum Berk. 32, 92, 93, 95, 137
V. olivaceum W. Gams 137
V. psalliotae Tresch. 11, 24, 25, 45, 54, 92, 95, 137
V. rhizophagum Tehon et Jacobs 103
V. vile (Karst.) Hughes 24, 30, 34, 92, 93, 95, 137
V. villosus Rudak. 24, 30, 92, 95, 137

Zythia boleticola Ell. et Ev. 24, 137
Z. stromaticola Henn. et Shir. 137

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава I

Биология и практическое значение микофильных грибов 5
Общие сведения 5
Микопаразитизм 9
Изменчивость микопаразитных свойств 15
Распространение, специализация и сезонные изменения популяций 17
Распространение и специализация видов рода Ampelomyces 36
Методы сбора микофильных грибов в природе 40
Выделение и экспериментальное изучение культур грибов 42
Поддержание коллекционных культур 53

Глава II

Морфология и культуральные диагностические признаки микофильных грибов 61
Общие сведения 61
Таблица для определения родов 62
Микофильные виды светлых гифомицетов, распространенные на территории СССР 66
Микофильные виды родов Fusarium и Cylindrocarpon 116

Приложение

Физиологическая характеристика культур микофильных грибов 124

Заключение 138

Литература 142

Указатель русских названий грибов-хозяев 149

Указатель латинских названий грибов-хозяев 150

Указатель латинских названий микофильных грибов 152

Олег Леонидович Р у д а к о в
МИКОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ, ИХ БИОЛОГИЯ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Утверждено к печати Институтом микробиологии Академии наук СССР

Редактор издательства *Т.А. Данева*
Художник *М. Версоцкая*
Художественный редактор *Т.И. Алексеева*
Технический редактор *Н.М. Петракова*
Корректор *В.Т. Макаров*

ИБ № 21194

Подписано к печати 30.09.81. Т–24280
Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная № 1
Печать офсетная. Усл.печ.л. 10,0. Уч.-изд.л. 11,9
Тираж 1150 экз. Тип. зак. 810. Цена 1 р. 80 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП–7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука", 199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12